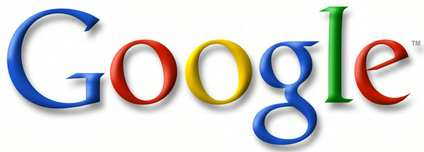
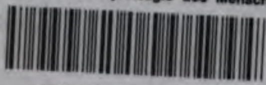



LANE MEDICAL LIBRARY STANFORD
F34 .H55 1863 STOR
Grundriss der Physiologie des Menschen.
24503384254

GRUNDRISS

DER

PHYSIOLOGIE

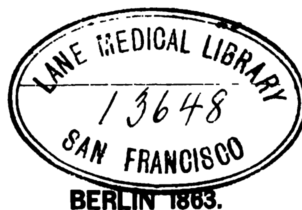
DES MENSCHEN

VON

DR. L. HERMANN

IN BERLIN.

Mit in den Text eingedruckten Holzschnitten.



BERLIN 1863.

VERLAG VON AUGUST HIRSCHWALD.

UNTER DEN LINDEN 68.

Vorwort.

Für das Handbuch ist in einer Wissenschaft, welche erst wenige abgeschlossene Capitel aufweist, und welcher in den Hauptfragen fast durchweg ungelöste Räthsel vorliegen, vielleicht die blosse Aneinanderreihung der Thatsachen die geeignetste Form, jedenfalls aber die sicherste, da sie sich der Hypothesen gänzlich entschlägt. In diesem Grundriss dagegen hat der Verfasser versucht, mit Zugrundelegung der neueren naturwissenschaftlichen Anschauungen dem physiologischen Lehrstoff eine systematisch abgerundete Form zu geben, natürlich überall mit sorgfältiger Bezeichnung des Thatsächlichen und des Hypothetischen; das Schema hierzu ist in der Einleitung enthalten. Dem Anfänger kann nur durch diese Darstellungsform ein Ueberblick über die Bestrebungen der physiologischen Forschung und die Anregung zur eigenen Betheiligung gegeben werden. Freilich sind die Schwierigkeiten einer solchen Darstellung zu gross, als dass sich der Verfasser nicht bewusst wäre, wie weit er von der Erreichung seines Zieles entfernt ist.

Nur dieser Standpunct war im Vorwort ausdrücklich zu erwähnen und Vielen gegenüber zu entschuldigen. Welche

EINLEITUNG.

Die Physiologie ist die Wissenschaft von den regelmässigen Vorgängen in den sog. belebten Körpern oder Organismen, den Pflanzen und Thieren. Die den belebten Körpern eigenthümlichen Vorgänge, deren Gesammtheit also das Leben ausmacht, lassen sich im Grossen zusammenfassen als regelmässige Veränderungen 1) ihres chemischen Bestandes, 2) der in ihnen wirkenden Kräfte, 3) ihrer Form. — Den Grund dieser Eigenthümlichkeiten suchte man früher in besonderen, den Organismen eigenen, vererbbaren Fähigkeiten, deren Summe man als „Lebenskraft" bezeichnete. Diesen unbestimmten Begriff hat man indess fallen lassen, seitdem man in den am besten erforschten Lebensvorgängen das Walten derselben Grundgesetze erkannt hat, welche auch in der unorganischen Natur sich kundgeben, besonders aber seit die Anwendung eines grossen Princips der neueren Naturwissenschaft auf die organische Welt über den Zusammenhang zwischen den Stoffveränderungen und den Kraftverhältnissen der Organismen belehrt hat. Auf diese Erfahrungen gestützt vermuthet man, dass überhaupt in den belebten Körpern nur dieselben Kräfte und nach denselben Gesetzen wirken, wie in den unbelebten, und dass es demnach auch gelingen werde, die bisher noch unverständlichen, namentlich die Gestaltungs-Vorgänge einst auf bereits bekannte Gesetze zurückzuführen. Diese Annahme hat, abgesehen von ihrer Wahrscheinlichkeit, das unendliche Verdienst, exacter Forschung und Anschauung auch auf organischem Gebiete Eingang verschafft

des geschieht in der That, indem der Organismus beständig von Aussen aufnimmt: 1. Sauerstoff; 2. Substanzen, aus welchen oxydirbare Körperbestandtheile gebildet werden können, — organische Nahrungsstoffe.

Der Organismus enthält ausser seinen oxydirbaren Bestandtheilen auch andere, nicht oxydirbare (unorganische). Die Bedeutung derselben ist nur zum Theil aufgeklärt; sie scheint hauptsächlich eine mechanische zu sein; einige dienen als Lösungsmittel für die organischen, andere tragen zur Gestaltung fester Körpertheile wesentlich bei. Auch die unorganischen Stoffe werden fortwährend in gewissen Mengen nach Aussen entfernt, wobei sie zum Theil den auszuscheidenden Oxydationsproducten ebenfalls als Lösungsmittel dienen; auch sie müssen daher beständig durch neue von Aussen aufzunehmende ersetzt werden; letztere sind die unorganischen Nahrungsstoffe.

Den materiellen Bestand des Organismus bilden daher in jedem Augenblick: 1. gewisse Mengen von freiem Sauerstoff, 2. die den Oxydationsprocessen anheimgefallenen organischen Stoffe auf den verschiedensten Stufen der Oxydation, 3. unorganische Stoffe. Zugleich erhellt aus dem Gesagten, dass dieser Bestand durch Ausscheidung und Aufnahme einem fortwährenden Wechsel unterliegt, welchen man als Stoffwechsel des Organismus bezeichnet.

Neben dem Stoffwechsel gehen in allen Körpertheilen gewisse regelmässige Gestaltveränderungen der Formelemente einher, (Wachsthum, Theilung, u. s. w.), welche in ihrer Gesammtheit auch langsame Gestaltveränderungen des ganzen Körpers herbeiführen. Ob zwischen ihnen und dem Stoffwechsel nähere Beziehungen bestehen (abgesehen von den p. 2 erwähnten, dass die zu den Formveränderungen nöthigen Kräfte, wie alle übrigen, Resultate des Stoffwechsels sind) ist unbekannt.

Gerade entgegengesetzt dem thierischen besteht das Wesen des pflanzlichen Organismus überwiegend in Reduction, und demgemäss in der Umwandlung lebendiger Kräfte in Spannkräfte. Die Pflanze nimmt nämlich Sauerstoffverbindungen auf, namentlich die Producte der thierischen Oxydation (Kohlensäure, Wasser, Ammoniaksalze, letztere hervorgegangen aus gewissen thierischen Auswurfsstoffen und aus faulenden Thierkörpern) und reducirt dieselben, lagert die Radicale (Kohlenstoff, Wasserstoff, Stickstoff u. s. w.), unter einander und mit Sauerstoff verbunden, als sog. „organische Verbindungen" in sich ab, und übergiebt den grössten Theil des freigewordenen Sauerstoffs der Atmosphäre. Zur Trennung der einmal verbundenen Molecüle sind Quantitäten lebendiger Kraft

erforderlich, welche den nach der Trennung wieder vorhandenen Spannkräften gleich sind; man kann also sagen, dass bei der Reduction lebendige Kräfte in Spannkräfte umgewandelt werden. Die lebendigen Kräfte, welche die Pflanze verbraucht, sind wie es scheint hauptsächlich gegeben: durch die ihr zugeführte Wärme (durch Leitung aus der Umgebung, — die Pflanzen kühlen ab, — durch Strahlung von der Sonne), ferner durch das von ihnen absorbirte Licht (chemische Strahlen) und endlich durch die Kräfte, welche durch die in der Pflanze entstehenden Verbindungen frei werden. Die Spannkraft aber, in welche diese lebendigen Kräfte umgewandelt werden, ist eben repräsentirt durch das getrennte Vorhandensein des freigewordenen Sauerstoffs und der in der Pflanze abgelagerten oxydationsfähigen organischen Verbindungen. (Es darf übrigens nicht unerwähnt bleiben, dass auch entgegengesetzte, den thierischen analoge Vorgänge in den Pflanzen vorkommen mögen; — so bilden manche Pflanzentheile Wärme; ferner erfordern die Gestaltungsvorgänge in den Pflanzen, ebenso wie die thierischen, lebendige Kräfte.) — Es ergiebt sich hieraus die äusserst wichtige Folgerung, dass sich Pflanzen- und Thierreich gegenseitig bedingen: Die Pflanze verbraucht lebendige Kraft und verwandelt sie in Spannkraft, indem sie reducirt, — das Thier wandelt Spannkraft in lebendige um, indem es oxydirt. Die Pflanze verbraucht die Oxydationsproducte des Thieres, CO_2, HO, u. s. w., — das Thier die Reductionsproducte der Pflanze, O einerseits, und die in der Pflanze gebildeten organischen Verbindungen von C, H, N, O, etc. andrerseits. Letztere bilden, abgesehen von den unorganischen Stoffen, die einzige Nahrung des Thieres, denn auch das fleischfressende Thier geniesst in letzter Instanz nur die Umwandlungen pflanzlicher Nahrung.

Die Oxydationsprocesse und somit die Leistungen des Organismus stehen zum grössten Theil, wenn nicht alle, unter einem gewissen regulirenden Einfluss, der von einem besonderen Apparate, dem Nervensystem ausgeht. Dieser Einfluss erstreckt sich natürlich stets auf beides, sowohl auf Menge und Höhe der Oxydationsproducte, als auf die Grösse der freiwerdenden Kräfte, der Leistung, obwohl wir gewöhnt sind, je nach dem, was wir für die wesentliche Function eines Organes halten, den einen oder den andern der beiden Erfolge in den Vordergrund zu stellen. So halten wir in einem Muskel den Einfluss des Nerven auf die Bewegung, also die Leistung, für den wesentlichen, während wir den gleichzeitigen Einfluss auf Art und Menge der gebildeten Oxydationsproducte für gewöhnlich übersehen; bei der Drüse dagegen gilt der Einfluss der Nerven auf die Oxydationsproducte (nämlich die specifischen Secretbestandtheile) als der wesentliche, während der gleichzeitige Einfluss auf die Wärmebildung, also die Kraftäusserung, gemeinhin vernachlässigt wird. — Der Mechanismus dieser Beeinflussung ist noch vollkommen unbekannt; mechanisch aufgefasst stellt sie sich dar als sog. „auslösende Kraft“, d. h.

als eine Kraft, welche eine gewisse Summe von Spannkraft in lebendige Kraft umwandelt. Bekanntlich kann eine verschwindend kleine auslösende Kraft grosse Mengen von Spannkräften freimachen, und es ist sehr wahrscheinlich, dass auch die auslösenden Kräfte des Nervensystems, als Kräfte gemessen, nur einen sehr geringen Werth haben, dass demnach auch die ihnen, wie allen Kraftäusserungen im Organismus, vermuthlich ebenfalls zu Grunde liegenden Oxydationsprocesse nur von geringem Umfange sind. — Ein zweiter, bereits erwähnter, und ebenso unerklärter Einfluss des Nervensystems bezieht sich auf die Form der Bewegungen, durch welche sich die ausgelösten Kräfte äussern; dieser qualitative Einfluss scheint mit dem quantitativen eng zusammenzuhängen.

Zur Erläuterung des Begriffs der Auslösung und der auslösenden Kraft diene Folgendes: Eine auslösende Kraft ist diejenige, welche ein Hinderniss hinwegräumt, das eine irgendwo angehäufte Spannkraft bis dahin an ihrem Freiwerden verhinderte. Eine aufgezogene, aber durch einen Sperrhaken am Gehen gehinderte Uhr repräsentirt z. B. eine gewisse Summe von Spannkraft; die Schwere des Gewichts oder die Elasticität der Feder sind an ihrer Wirkung in Form von Bewegung gehindert. Sowie indess der Sperrhaken weggezogen wird, werden die Spannkräfte frei oder lebendig, das Gewicht fällt, die Feder nähert sich ihrer natürlichen Form, die Uhr geht. Die Kraft, welche den Sperrhaken zurückzieht, welche also die Uhr auslöst, ihre Spannkräfte frei macht, heisst die „auslösende Kraft.“ Ihre Grösse steht offenbar häufig in gar keinem Verhältniss zu der Grösse der ausgelösten; dieselbe Kraft, welche den Sperrhaken einer durch ein Lothgewicht getriebenen Uhr zurückzieht, könnte auch eine durch ein Centnergewicht getriebene auslösen. Andere Beispiele solcher Auslösungen sind: ein Funke, der eine Pulvermasse entzündet und dadurch enorme Kraftmengen frei macht, eine kleine Bewegung, die eine starke Batterie schliesst. Jedoch giebt es auch Auslösungsverhältnisse, wo die auslösende Kraft nicht wie oben momentan den ganzen Vorrath von Spannkräften freimacht, sondern nur einen Theil derselben, dessen Grösse zu ihrer eigenen in einem bestimmten, proportionalen oder complicirteren Verhältnisse steht. Ist z. B. eine Wassermasse durch eine Schleuse mit rechteckigem Thore am Ausströmen verhindert, so verhalten sich die ausströmenden Wassermengen also auch die durch ihren Fall repräsentirten lebendigen Kräfte, wie die Höhen, um welche die Schleusenthür gehoben wird, oder die dazu nöthigen — hier auslösend wirkenden — Kräfte. Der letzteren Art sind wie es scheint auch alle Auslösungsvorrichtungen im Organismus.

Die nähere Betrachtung des Nervensystems ergiebt nun, dass nicht nur seine Wirkungen auf die Arbeitsorgane des Körpers, (so mögen hier kurz zum Unterschiede von den nervösen diejenigen Organe heissen, in welchen beträchtlichere Kraftmengen freigemacht und leicht nachweisbare Arbeiten, Wärmebildung, mechanische Arbeit, etc. geleistet werden, also Muskeln, Drüsen und Parenchyme),

sondern auch die seiner einzelnen Theile auf einander, als Auslösungen aufzufassen sind. Ein Theil des Nervensystems, der sog. „leitende", kann nämlich gedacht werden als aus Reihen von Theilchen bestehend, deren jedes gewisse Spannkräfte besitzt, und die so mit einander verbunden sind, dass die freigewordenen Kräfte eines Theilchens die Spannkräfte des Nachbartheilchens auslösen; auf diese Weise vermittelt eine auslösende Kraft, welche auf das erste Theilchen einer solchen Reihe wirkt, hintereinander eine Kette von Auslösungen, bis endlich die freigewordenen Kräfte des letzten Theilchens in einem andern Organe (z. B. wie oben, in einem Arbeitsorgane) Kräfte auslösen. Solcher Auslösungsketten unterscheidet man zwei Arten mit verschiedenen Ausgangs- und Endpuncten; die eine geht von sog. „Sinnesorganen" aus, d. h. von Organen, in welchen ein äusserer Einfluss (Druck, Wärme, Schall, Licht, etc.) als auslösendes Moment wirkt, und mündet in sog. „nervösen Centralorganen"; diese Ketten nennt man centripetale; die zweite geht von nervösen Centralorganen aus, und mündet in den „Arbeitsorganen"; die letzteren heissen centrifugale.

Die nervösen Centralorgane sind hiernach als Ausgangs- und als Endpuncte von Auslösungsketten zu betrachten. Welche Vorgänge aber im ersten Falle als erste auslösende Momente wirken, und welche andere im zweiten als Resultat der centripetal anlangenden Auslösung auftreten, ist unbekannt; über diese Frage giebt es nur Hypothesen, von denen bei den Centralorganen die Rede sein wird. Hier sei nur erwähnt, dass es auch Fälle giebt, wo die Frage einfach gelöst scheint, nämlich wo eine centripetale Kette im Centralorgan unmittelbar eine centrifugale auslöst, so dass eigentlich nur eine einzige, von einem Sinnesorgane ausgehende und in einem Arbeitsorgan mündende Kette vorhanden ist (Reflexvorgang). Endlich ist der Vollständigkeit halber schon hier zu erwähnen, dass in einem Theile der Centralorgane gewisse materielle Vorgänge, — unter andern auch solche, welche als auslösende Momente für centrifugale Ketten wirken, und solche, welche als Resultate centripetal anlangender auftreten, — mit einer völlig undefinirbaren Erscheinung, die man als Vorstellung bezeichnet, auf unerklärliche Weise verbunden sind. (In den beiden eben angeführten speciellen Fällen heissen die Vorstellungen „Wille" und „Empfindung".) Den Inbegriff sämmtlicher vorhandenen und möglichen Vorstellungen eines Organismus bezeichnet man mit dem Worte Seele.

Die Aufgabe der Physiologie ist es nun, die Molecular-Processe des Organismus zu erforschen und seine Leistungen im Sinne des bisher Angedeuteten auf jene zurückzuführen. Für eine naturwissenschaftliche Behandlung der seelischen Erscheinungen dagegen fehlt jeder Angriffspunct, da sie sich unter keinen der naturwissenschaftlichen Begriffe unterordnen lassen. Die Physiologie muss sich daher hier vorläufig auf die Ermittlung der Organe beschränken, an welche sie geknüpft sind. Auch von der übrigen Aufgabe, deren Lösung als möglich bezeichnet werden darf, ist erst ein kleiner Theil wirklich erledigt.

Für die Darstellung des bisher Ermittelten einen streng logischen Gang zu finden, ist schwierig. Da unsere Kenntnisse über den Zusammenhang zwischen den chemischen Vorgängen und den Leistungen des Organismus so gering sind, dass sie durch die bereits angeführten allgemeinen Bemerkungen fast erschöpft werden, so darf man noch nicht daran denken, beide, die so eng aneinander geknüpft sind, in ihrem natürlichen Zusammenhange darzustellen, sondern es ist zweckmässiger, den Stoffwechsel und den Kraftwechsel (so sei es gestattet die Umwandlung von Spannkräften in lebendige kurz zu bezeichnen) völlig getrennt in zwei besonderen Abschnitten abzuhandeln. Aber auch hier zeigt sich eine neue Schwierigkeit durch das Ineinandergreifen der organischen Processe. Leistungen des Organismus nämlich, also Resultate des Kraftwechsels, namentlich mechanische, werden vielfach zur Dirigirung der Stoffe verwandt, so dass ihre Kenntniss bereits für das Verständniss des Stoffwechsels erforderlich ist. So wird es also kommen, dass bereits im ersten, vom Stoffwechsel handelnden Abschnitt vielfach von Bewegungen, also von freigewordenen Kräften, die Rede ist, freilich ohne Rücksicht auf ihren Ursprung. Umgekehrt ist unsere Kenntniss von dem besonderen Stoffwechsel der einzelnen Arbeitsorgane so gering, dass es aus vielen Gründen zweckmässiger ist, das darüber Ermittelte erst im zweiten Abschnitt bei den Arbeitsorganen (z. B. den Muskeln) vorzubringen. — Der dritte Abschnitt handelt von der Physiologie der Auslösungsorgane, des Nervensystems. — Ein vierter bespricht die Entstehung, Entwicklung, die zeitlichen Veränderungen und den Tod des Organismus.

ERSTER ABSCHNITT.

Der Stoffwechsel des Organismus.

Genau genommen hätte die Lehre vom Stoffwechsel alle in den Organismus aufgenommenen Stofftheilchen auf ihrem Wege durch denselben zu verfolgen und für jeden Ort die Veränderungen anzugeben, welche sie durch Zerlegungen oder durch Verbindungen untereinander (namentlich durch Oxydation) erleiden, endlich auch zu erörtern, welchen körperlichen Formelementen sie an jeder Stelle als Bestandtheile angehören. In dieser Weise den Stoffwechsel abzuhandeln ist aber, abgesehen von den vielen Lücken in der Erkenntniss der Stoffwechselvorgänge, schon deshalb ganz unausführbar, weil der Weg der Stofftheilchen gar nicht ununterbrochen präformirt ist.

Der stoffliche Verkehr der Körperbestandtheile mit der Aussenwelt und unter einander geschieht nämlich nur zum allergeringsten Theile unmittelbar, zum überwiegend grössten durch Vermittlung einer Flüssigkeit, welche mit allen Körpertheilen, und auch mit den Apparaten, welche gleichsam als Pforten nach Aussen zu betrachten sind, in beständiger Berührung steht; — diese Flüssigkeit ist das Blut. Dieses nimmt zunächst von Aussen den Sauerstoff und die Nahrung auf, erst aus ihm versorgen sich die einzelnen Körpertheile; ebenso geben nur wenige der letzteren ihre Ausscheidungsproducte direct nach Aussen ab, sondern fast alle übergeben sie zunächst dem Blute, welches sie an geeigneten Stellen aus dem Körper hinausschafft; endlich nimmt das Blut fortwährend Bestandtheile, welche an irgend einer Stelle gewisse Umwandlungen durchlaufen haben, auf und lagert sie an anderen Orten zur weiteren Verwerthung ab. Jedes Theilchen, das dem Stoffwechsel anheimgefallen ist, muss demnach mehrmals, vermuthlich sehr häufig, Bestandtheil einer sehr voluminösen Flüssigkeit werden, in wel-

cher es mit unzähligen anderen sich mischt, so dass sein fernerer Weg durchaus von der zufälligen Stelle abhängt, an welcher es die Blutmasse wieder verlässt.

Es ist daher für die Darstellung des Stoffwechsels nothwendig, das Blut als das natürliche Centrum desselben, auch zum Ausgangspunct der Betrachtung zu machen. Auch giebt dasselbe am besten Gelegenheit, die Objecte des Stoffwechsels in den Formen kennen zu lernen, in welchen sie unmittelbar sich an den Stoffwechselvorgängen betheiligen. Da nämlich alle von Aussen in den Organismus aufgenommenen Stoffe zunächst in's Blut übergehen, da ferner fast alle auszuscheidenden unmittelbar vorher Blutbestandtheile gewesen sein müssen und endlich die Stoffe fast auf jeder Umwandlungsstufe, die sie in irgend einem Theile des Organismus durchlaufen haben, erst wieder Blutbestandtheile werden müssen, ehe sie eine neue Veränderung an einem anderen Orte eingehen, so enthält das Blut beständig einen Vorrath an allen Materialien des Stoffwechsels, und zwar fast auf allen möglichen Stufen der Umwandlung.

Es wird also die Lehre vom Stoffwechsel des Organismus zuerst aufgefasst werden als die Lehre vom Stoffwechsel des Blutes. Nach einer kurzen Anführung der Objecte des Stoffwechsels, d. h. der chemischen Bestandtheile des Körpers (Cap. I.), wird daher zunächst das Blut in seinen Bestandtheilen und seiner Bewegung besprochen werden (Cap. II.). Es folgen dann seine Einnahmen und Ausgaben, welche, der Uebertragerrolle des Blutes entsprechend, doppelter Art sein müssen: nämlich 1. die des äusseren Verkehrs, Einnahmen von Aussen und Ausgaben nach Aussen, 2. die des inneren Verkehrs mit den Körperbestandtheilen. Die ersteren fallen im Wesentlichen mit den Einnahmen und Ausgaben des Gesammt-Organismus zusammen. — Die gasförmigen Einnahmen und Ausgaben des Blutes sind so eng an einander geknüpft, dass beide zusammen, getrennt von den übrigen Ausgaben (Cap. IV.) und Einnahmen (Cap. V.), in einem besonderen Capitel (III.) abgehandelt werden. — Hierauf folgt dann eine Gesammt-Uebersicht des Blut-Stoffwechsels (Cap. VI.) und am Schlusse des Abschnitts (Cap. VII.) ein Abriss des Stoffwechsels des Gesammt-Organismus, wobei nur der Verkehr desselben mit der Aussenwelt, ohne Rücksicht auf die innere Stoffbewegung, ins Auge gefasst wird.

ERSTES CAPITEL.

Chemische Bestandtheile des menschlichen Körpers.*)

Folgende Elemente setzen den menschlichen Körper zusammen: Sauerstoff, Wasserstoff, Kohlenstoff, Stickstoff, Schwefel, Phosphor, Chlor, Fluor, Kiesel; — Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Eisen. Als inconstante und höchst wahrscheinlich unwesentliche Bestandtheile finden sich noch Kupfer und Blei, als Begleiter des Eisens ferner, wie überall in der Natur, Mangan. Vermuthlich finden sich auch andere, in geringen Mengen überall verbreitete Metalle spurweise im Körper; nachgewiesen ist z. B. Lithium (FOLWARCZNY).

I. Freie Elemente.

Nur wenige dieser Elemente sind in freiem Zustande im Organismus vorhanden, nämlich:

1. Sauerstoff, wird in freiem Zustande in den Körper aufgenommen, und wird hier (s. Einleitung) zur Oxydation (Verbrennung) der Körperbestandtheile verwandt. Aus später anzugebenden Gründen vermuthet man, dass er diese allmählich und ohne Hülfe hoher Temperatur erfolgende Verbrennung in seiner Modi-

*) Als Körperbestandtheile werden hier nicht betrachtet: die Bestandtheile des Darminhalts, weil sie grossentheils vom Zufall abhängen und nur ausserhalb des Organismus, gleichsam auf seiner inneren Oberfläche sich befinden.

fication als Ozon bewerkstelligt. Er findet sich in allen Körperflüssigkeiten theils einfach gelöst, theils in lockrer chemischer Bindung.

2. Stickstoff wird gasförmig aus der Atmosphäre aufgenommen und findet sich in Folge dessen in den Körperflüssigkeiten gelöst. Ausserdem wird er bei der Oxydation stickstoffhaltiger organischer Verbindungen frei, und in diesem Zustande ausgeschieden.

Auch Wasserstoff kommt frei, gasförmig, im Darmkanal als Zersetzungsproduct unbekannten Ursprungs vor.

II. Chemische Verbindungen.

Alle übrigen Bestandtheile des Körpers sind Verbindungen mehrerer Elemente, und zwar theils „organische", theils „unorganische". Im Allgemeinen sind nur die ersteren einer weiteren Oxydation fähig und somit die eigentlichen Kraftquellen des Organismus (s. Einleitung), während die letzteren fast sämmtlich schon Sauerstoff in maximo enthalten, daher der Oxydation und Arbeitsleistung unfähig sind. Ausgenommen das Wasser, das als allgemeines Lösungsmittel einen wichtigen Bestandtheil sämmtlicher Körpertheile, namentlich der Flüssigkeiten bildet, die Kalksalze, die als feste unlösliche Körper dem Skelett seine Starrheit geben, und die unorganischen Producte der thierischen Oxydationsprocesse (Kohlensäure, u. s. w.) — ist die Rolle der unorganischen Verbindungen im Körper noch nicht aufgeklärt.

A. Unorganische Verbindungen.

1. Wasser ist, wie schon bemerkt, als allgemeines Lösungsmittel ein Hauptbestandtheil sämmtlicher Gewebe (etwa 70% des ganzen Körpers). Es wird in grossen Massen fortwährend mit der Nahrung aufgenommen und unverändert ausgeschieden; ein kleinerer Theil bildet sich im Körper durch Oxydation des Wasserstoffs organischer Verbindungen.

2. Kohlensäure findet sich frei, als gelöstes Gas, in allen Körperflüssigkeiten, als Oxydationsproduct des Kohlenstoffs der organischen Verbindungen und wird in grossen Mengen aus dem

Körper ausgeschieden. Von Aussen aufgenommen wird sie in freiem Zustande nur in geringem Maasse.

3. Salzsäure findet sich frei (?) im Magensaft, Entstehung unbekannt.

4. Kieselsäure ist ein Bestandtheil verschiedener Gewebe, namentlich der Horngewebe. Sie wird in geringen Mengen in der Nahrung aufgenommen und auf nur theilweise bekannten Wegen ausgeschieden.

5. Salze (sog. „Aschenbestandtheile" des Körpers, weil sie bei der vollständigen Verbrennung grösstentheils unverändert als „Asche" zurückbleiben). Nur lösliche Salze werden in den Stoffwechsel aufgenommen; im Körper aber schlägt sich ein Theil unlöslich nieder, ein anderer bleibt gelöst. Die Ausscheidung geschieht zum grössten Theile durch Koth und Harn. Ihre physiologische Bedeutung ist, wie erwähnt, ausser der der skelettstützenden Kalksalze noch unbekannt; vermuthlich ist ein grosser Theil derselben für die Lösung gewisser organischer Körper von Wichtigkeit. Ein Theil der Salzcomponenten, besonders der Kohlensäure, Oxalsäure, Schwefelsäure und Phosphorsäure, entsteht erst im Körper durch Oxydation organischer Verbindungen. — Die gewöhnlichsten im Organismus vorkommenden Salze sind: Chlornatrium, Chlorkalium; — Kohlensaures Natron, Kali, Kalk, Magnesia; — Schwefelsaures Natron, Kali, Kalk; — Phosphorsaures Natron, Kali, Kalk, Magnesia; — Fluorcalcium.

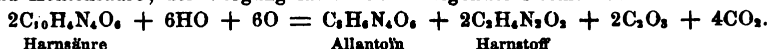
Als vermuthlich nicht normal vorkommende, jedenfalls aber im normalen Zustande nur in minimalen Mengen vorhandene Salze sind die Ammoniaksalze zu betrachten (Chlorammonium, kohlensaures Ammoniak, phosphorsaures Natron-Ammoniak, phosphorsaure Ammoniak-Magnesia). Die Bildung des Ammoniaks aus Oxydationsproducten stickstoffhaltiger Substanzen (aus Harnstoff etc.) geschieht wahrscheinlich normalerweise erst ausserhalb des Organismus und nur bei Retention jener Auswurfsstoffe schon im Körper. So erklärt es sich, dass Ammoniaksalze sich zwar häufig im Körper finden, aber stets in verschwindend kleinen Mengen, und dass sie häufig ganz fehlen. Ebenso ist vielleicht das Schwefelcyankalium im Speichel ein abnormes Zersetzungsproduct.

Die Gase, welche im Darm aus dem Zerfall organischer Verbindungen hervorgehen, Schwefelwasserstoff und Kohlenwasserstoffarten, sind nicht als Körperbestandtheile aufzufassen, weil sie nur durch Zersetzung von Nahrungsmitteln vor ihrer Aufnahme in den Stoffwechsel entstehen und sofort ausgeschieden werden; wahrscheinlich ist sogar ein Theil dieser Zersetzungen abnorm. — Von dem freien Ammoniak gilt dasselbe wie von den Ammoniaksalzen.

B. Organische Verbindungen.

Wie bereits erwähnt, sind dies die Stoffe, deren Oxydationen die Leistungen des Organismus bedingen. Die Oxydationen im Körper geschehen weit allmählicher als die der gewöhnlichen directen Verbrennung, bei der nur wenige Oxydationsstufen in äusserst schneller Aufeinanderfolge durchlaufen werden, so dass jedes Element in der kürzesten Zeit so viel Sauerstoff aufnimmt, als es überhaupt zu binden vermag. — Im Organismus werden sehr langsam zahlreiche Oxydationsstufen durchlaufen, deren jede folgende immer etwas mehr Sauerstoff enthält als die vorhergehende. Häufig kommen auf einer dieser Stufen Spaltungen vor, indem gewisse Complexe der Elemente besondere Gruppen bilden, die nun selbstständig ihren Weg gehen und sich weiter oxydiren. Häufig geschieht auch die Spaltung in der Weise, dass eine Abtheilung ihre höchste Oxydation erreicht hat und aus dem Körper ausgeschieden wird, oder dass ein abgespaltenes Element, das nicht weiter oxydationsfähig ist, isolirt den Körper verlässt. Zur Ausscheidung aus dem Körper sind (mit wenigen Ausnahmen) nur die Endproducte der Oxydation bestimmt, welche im Körper nicht weiter verwerthet werden können.

Als Beispiele für stufenweise Oxydationen und Spaltungen mögen folgende künstlich producirbare dienen: Einfache Oxydation: Hypoxanthin ($C_{10}H_4N_4O_2$) oxydirt sich zu Xanthin ($C_{10}H_4N_4O_4$), dies weiter zu Harnsäure ($C_{10}H_4N_4O_6$), durch Aufnahme von je 2 Atomen Sauerstoff. — Spaltung in weiter oxydirbare Gruppen und nicht weiter oxydirbare Endproducte: Harnsäure, mit Oxydationsmitteln behandelt, spaltet sich in Allantoïn, Harnstoff, Oxalsäure und Kohlensäure; der Vorgang lässt sich in folgender Formel darstellen:



$$\underset{\text{Harnsäure}}{2C_{10}H_4N_4O_6} + 6HO + 6O = \underset{\text{Allantoïn}}{C_8H_6N_4O_6} + \underset{\text{Harnstoff}}{2C_2H_4N_2O_2} + 2C_2O_3 + 4CO_2.$$

Ferner: Baldriansäure ($C_{10}H_{10}O_4$) oxydirt sich unter Abspaltung von Kohlensäure und Wasser zu Buttersäure ($C_8H_8O_4$)



$$C_{10}H_{10}O_4 + 6O = C_8H_8O_4 + 2CO_2 + 2HO.$$

Als Beispiel der Abspaltung eines nicht weiter oxydirbaren Elements kann angeführt werden, dass bei der Oxydation von gewissen, noch nicht ermittelten stickstoffhaltigen Atomcomplexen Stickstoff abgegeben und isolirt ausgeschieden wird.

Bei der Aufzählung der organischen Körperbestandtheile ist es zweckmässiger, die Reihefolge der Oxydationsproducte, als die gewöhnlichen Gruppen der organischen Chemie festzuhalten. Es sind vorzugsweise drei solche Reihen vorhanden, deren Kenntniss indess, namentlich in den niedrigsten Oxydationsstufen, noch sehr

unvollständig ist. Auch ist die Trennung der drei Reihen insofern willkürlich, als höchstwahrscheinlich auch die Stoffe der zweiten und dritten (Kohlenhydrate und Fette) durch Oxydation und Spaltung aus der ersten hervorgehen können.

I. Stickstoffhaltige Substanzen (Eiweisskörper und ihre Abkömmlinge.)

Stickstoffhaltige organische Verbindungen sind in allen geformten und flüssigen Bestandtheilen des Körpers vorhanden. Sie haben unter allen chemischen Körperbestandtheilen die complicirteste Zusammensetzung, und müssen sehr viele Umwandlungsstufen durchlaufen, ehe sie in die zur Ausscheidung bestimmten Atomcomplexe übergehen. Sie verweilen daher wahrscheinlich unter allen organischen Körpern am längsten im Organismus. Unter ihren zahlreichen Umwandlungsstufen finden sich solche, in welchen sie für die im Körper vorhandenen Lösungsmittel unlöslich sind und daher feste Form annehmen; in diesem Zustande bilden sie die wesentlichen Bestandtheile der körperlichen Formelemente (Zellmembranen, Zellkerne, u. s. w.); man hat sie daher auch als Gewebsbildner bezeichnet; vermuthlich beträgt die Dauer dieses Zustandes den grössten Theil ihrer Aufenthaltszeit im Körper. Indem man von der Vorstellung ausging, dass die Bildung fester Gewebsbestandtheile die Hauptbestimmung der stickstoffhaltigen Körperbestandtheile sei, — eine Annahme, die jedoch durch Nichts gerechtfertigt ist, weil die stickstoffhaltigen Substanzen auch in anderen Beziehungen, z. B. als Fermente, ferner in Bezug auf den Kraftwechsel wichtige Dienste leisten, — hat man die diesem Zustande vorhergehenden Umwandlungen als progressive, die ihm folgenden, schliesslich zur Ausscheidungsform führenden, als regressive Metamorphose derselben bezeichnet. In diesen beiden Perioden sind sie überwiegend in löslichen oder wenigstens quellbaren Formen vorhanden. In den Zuständen der ersten Periode bilden sie die sog. „Eiweisskörper“, wesentliche Bestandtheile fast aller Flüssigkeiten des Körpers, namentlich des Blutes und der Gewebssäfte, aus welchen unmittelbar die Formelemente ihr Material beziehen. Auf dieser Stufe besitzen sie keine eigentliche Löslichkeit, die Eiweisskörper gehören unter die Colloïdsubstanzen (Graham). Auf welche Weise aus den Eiweisskörpern die gewebs-

bildenden stickstoffhaltigen Substanzen hervorgehen, ist unbekannt. Gewöhnlich werden letztere als die nächsten Oxydationsstufen der ersteren aufgeführt, und mit dem Namen „Albuminoïde“ bezeichnet. Da indess weder diese noch jene der chemischen Zusammensetzung nach genau bekannt sind, so ist es durchaus zweifelhaft, ob man die Albuminoïde als einfache Oxydationsproducte oder als oxydirte Spaltungsproducte der Eiweisskörper zu betrachten habe. Für einige derselben ist unbedingt das letztere anzunehmen, weil ihnen ein wesentlicher Bestandtheil der Eiweisskörper, nämlich der Schwefel, fehlt. Auch die Fermente und Farbstoffe rechnet man zu den Albuminoïden. — Die stickstoffhaltigen Körper der „regressiven Metamorphose“ sind ohne Zweifel Spaltungsproducte der vorhergehenden. Sie sind ihrer Zusammensetzung nach grösstentheils genau bekannt, und bilden mehrere, freilich nur fragmentarisch ermittelte Reihen, deren Glieder zum Theil künstlich durch Oxydations- und Spaltungsmittel aus den vorhergehenden und auch direct aus Albuminaten und Albuminoïden dargestellt werden können. Welche organischen Verbindungen aber neben diesen stickstoffhaltigen aus der Spaltung der Albuminatreihe hervorgehen, ist nicht sicher bekannt. Vieles spricht dafür, dass die stickstoffhaltigen Substanzen (abgesehen von der Abspaltung von Endproducten, Kohlensäure und Wasser) auf einer gewissen Stufe ihrer Veränderungen sich in einen stickstoffhaltigen und einen oder mehrere stickstofflose organische Atomcomplexe spalten. Schon bei der künstlichen Behandlung von Eiweisskörpern mit Oxydationsmitteln erhält man neben jenen stickstoffhaltigen Stoffen der „regressiven Metamorphose“ auch stickstofflose Producte, namentlich flüchtige Fettsäuren; ferner Traubenzucker beim Kochen des Chondrins (BOEDEKER und FISCHER) und des ebenfalls stickstoffhaltigen Chitins (BERTHELOT) mit Mineralsäuren; die amidartig construirten stickstoffhaltigen Spaltungsproducte der Eiweisskörper geben ferner bei Behandlung mit Oxydationsmitteln stickstofflose Säuren, so das Leucin die Leucinsäure, das Glycin die Glycinsäure, das Alanin (nicht im Körper vorkommend, aber dem Sarcosin, einem Oxydationsproduct des Kreatins, isomer) Milchsäure (STRECKER). — Aber auch viele physiologische und pathologische Thatsachen sprechen dafür, dass aus Eiweisskörpern Fettsäuren, Fette und auch Kohlenhydrate hervorgehen. Die wichtigsten dieser Thatsachen mögen hier vorweggenommen werden: 1) der Fettreichthum des Thieres steht in keinem Verhältniss zur Fettaufnahme; auch wenn letztere ganz

fehlt, kann ersterer zunehmen; es muss also eine Fettbildung im Körper stattfinden können, bei welcher entweder stickstoffhaltige Substanzen oder Kohlenhydrate betheiligt sind. Gewisse im 7. Capitel zu besprechende Erfahrungen deuten aber darauf hin, dass beides stattfindet. 2) Häufig wandeln sich pathologisch sehr stickstoffreiche Organe in fettreiche Massen um (fettige Degeneration). 3) Ebenso scheinen in der Leiche aus stickstoffreichen Organen fettartige Massen zu entstehen (Fettwachs, Adipocire). 4) In an der Luft stehender Milch bildet sich unter Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe etwas Fett, fast unzweifelhaft aus Casein (F. HOPPE). 5) Die Bildung von Kohlenhydraten aus Eiweisskörpern scheint angenommen werden zu müssen für die Glycogenbildung in der Leber (Cap. VI.), welche, ebenso wie die Fettbildung zum Fettgenuss, in keinem Verhältnisse zur Aufnahme von Kohlenhydraten steht. 6) In einer vorläufigen Mittheilung ist angegeben worden, dass im Muskel bei der Thätigkeit aus Eiweissstoffen Zucker sich zu bilden scheine (J. RANKE). — Ebenso stammt die im thätigen Muskel auftretende Milchsäure vermuthlich von stickstoffhaltigen Substanzen her.

Die Beweiskraft der meisten dieser Thatsachen für die Umwandlung der stickstoffhaltigen Substanzen ist deshalb so gering, weil sie nur zeigen, dass an einem Orte im Organismus, der also mit allen übrigen in stofflichem Verkehr steht, statt des einen ein andrer Körper auftritt; dies kann natürlich nicht sicherstellen, dass auch letzterer aus ersterem hervorgeht. So wurde z. B. eine Zeit lang unter den Beweisen für die Fettbildung aus Eiweisskörpern angeführt, dass fettlose Krystalllinsen und andre stickstoffhaltige Körper, in die Bauchhöhle lebender Säugethiere eingebracht, nach einiger Zeit sehr fettreich waren und an Stickstoff verloren hatten. Allein Controllversuche mit ganz indifferenten porösen Körpern, Holz, Hollundermark, etc. zeigten, dass auch diese sich in der Bauchhöhle lebender Thiere mit Fett imprägnirten. Deshalb sind am entscheidendsten die Erfahrungen aus dem allgemeinen Stoffwechsel, bei dessen Besprechung daher die ganze Frage noch einmal vorkommen wird (Cap. VII.), und ausserdem die Thatsache der Milchveränderung, wenn sich die Deutung durch erneute Versuche bestätigt (Cp. 4). Eine früher ebenfalls als Beweis für die Entstehung von Kohlenhydraten aus stickstoffhaltigen Substanzen angeführte Erscheinung, die amyloide Degeneration stickstoffreicher Organe, kann nicht mehr hierher gerechnet werden, seit man gefunden hat, dass das Amyloid ein stickstoffhaltiger Körper ist (C. SCHMIDT; FRIEDREICH und KEKULÉ).

Die stickstoffhaltigen Oxydations- oder Spaltungsproducte der Eiweissreihe sind soweit bekannt sämmtlich krystallisirbar und fast alle leicht in Wasser löslich. Sie sind daher besonders geeignet, den durch Filtration und Diffusion sich abscheidenden Auswurfs-

stoffen sich beizumischen und werden so aus dem Körper entfernt. Das letzte derselben, welches den Stickstoff am meisten concentrirt enthält, ist der Harnstoff; in dieser Form wird in der That die Hauptmasse des Stickstoffs aus dem Körper entleert. Bisweilen scheint noch ein weiterer Zerfall des Harnstoffs in Ammoniaksalze schon im Körper vorzukommen. Bei einem gewissen Theil der stickstoffhaltigen Substanzen scheint die Abspaltung der übrigen Elemente so weit zu gehen, das blosser isolirter Stickstoff gasförmig zur Ausscheidung kommt.

Die wichtigsten stickstoffhaltigen Körper des Organismus sind folgende:

1. Eiweisskörper (Albuminate, Proteïnstoffe).

Die gemeinsamen Charactere dieser Stoffe sind folgende: Sie existiren in einer in Wasser löslichen oder vielmehr quellbaren und in einer unlöslichen (geronnenen) Modification und werden aus ersterer in letztere durch verschiedene Einflüsse (namentlich durch Hitze) übergeführt, während andere Einwirkungen sie nur aus ihren Lösungen ausscheiden, ohne ihre Modification zu ändern. Da es nicht gelingt die unlösliche Modification in die lösliche wieder überzuführen, da ferner bei der Gerinnung sich häufig die Reaction der lösenden Flüssigkeit ändert und da das unlösliche Eiweiss weniger Schwefel enthalten soll als das lösliche, so scheint mit der Modificationsänderung bereits eine chemische (oxydative) Umwandlung verbunden zu sein. Die thierischen Eiweisskörper sind nicht krystallisirbar (von dem einzigen krystallisirbaren ist es noch nicht festgestellt, ob er ohne Weiteres unter diese Gruppe zu rechnen ist); ihre Lösungen sind nur als Quellungen zu betrachten, sie haben daher ein sehr hohes endosmotisches Aequivalent (s. Cap. IV.) und gehören unter die Colloïdsubstanzen (GRAHAM). In der unlöslichen Modification können sie durch verdünnte Säuren und Alkalien zum Aufquellen gebracht werden; gewisse fermentartige Substanzen vermögen die so gequollenen Eiweisskörper und ebenso die löslichen Modificationen in Lösungen von geringem endosm. Aeq. zu verwandeln. — Mit vielen Metallsalzen bilden die Eiweisskörper unlösliche Verbindungen und werden daher durch sie aus ihren Lösungen gefällt. — Die Lösungen der Eiweisskörper drehen, wie es scheint sämmtlich, die Polarisations-Ebene nach links, jedoch in verschieden hohem Grade.

Alle Eiweisskörper enthalten C, H, O, N und S, einige vielleicht auch P. Ihre Formeln sind noch nicht festgestellt. Ueberhaupt ist es noch nicht gelungen sie vollständig, namentlich von beigemengten Aschenbestandtheilen zu isoliren und es ist daher möglich, dass letztere zum Theil wesentliche Bestandtheile derselben sind. Die Unterschiede der einzelnen Eiweisskörper scheinen nicht sehr bedeutend zu sein. Die Characteristik der einzelnen ist besonders von den Löslichkeits- und Fällungsverhältnissen hergenommen. Da nun die mineralischen Beimischungen auf die Löslichkeit vom grössten Einflusse sind, so hat man Unterschiede statuirt, welche sich bei Berücksichtigung jener nicht stichhaltig erwiesen, so dass die Nomenclatur der Eiweisskörper grossen Schwankungen unterliegt. Sehr wichtig ist die Frage, ob vielleicht einzelne Eiweisskörper als Oxydationsproducte von anderen zu betrachten sind. Namentlich das Fibrin haben Einige als eine Oxydationsstufe des Albumins aufgefasst; ebenso sind die durch Einwirkung des Magensaftes aus den Eiweisskörpern entstehenden „Peptone" (Cap. V.) als Oxydationen angesehen worden, namentlich weil Ozon Albuminlösungen in peptonartige Körper verwandelt (v. Gorup-Besanez). Indess sind die hierher gehörigen Thatsachen sämmtlich zu wenig constatirt. Die Kenntnisse über die chemische Zusammensetzung sind zu mangelhaft, um über diese Frage Aufschluss geben zu können.

Zur Erkennung der Eiweisskörper dienen hauptsächlich folgende Reactionen: 1. mit salpetersaurem Quecksilberoxydul, das etwas salpetrige Säure enthält, geben die Eiweisskörper bei 100° eine rothe Färbung (Millon'sches Reagens); 2. mit Jod färben sie sich gelbbraun; 3. durch concentrirte Salpetersäure werden sie gelb gefärbt, besonders beim Erwärmen, (Xanthoproteïnsäure-Reaction); 4. mit concentrirter Salzsäure erhitzt geben sie an der Luft eine blauviolette Lösung; 5. mit Rohrzucker und Schwefelsäure geben sie in der Kälte eine weinrothe oder violette Färbung.

Als thierische Eiweisskörper sind aufzuführen:

1. Eiweiss, Albumin, wesentlicher Bestandtheil fast aller Körperflüssigkeiten. Sein characteristisches Kennzeichen ist, dass es in neutraler und schwach saurer Lösung bei 60—70° C. vollständig in die unlösliche Modification übergeht. Im Körper ist es wahrscheinlich grösstentheils mit Alkalien als Kali- oder Natronalbuminat, oder mit Chloralkalien chemisch verbunden.

Eiweisslösungen werden ferner in der Kälte gefällt durch Mineralsäuren, Gerbsäure, Alkohol und viele Metallsalze, namentlich Quecksilberchlorid und basisch essigsaures Bleioxyd. Organische Säuren fällen sie nicht, wohl aber nach Zusatz neutraler Alkalisalze.

2. Casein, ein Bestandtheil der Milch. Als characteristisch wird angegeben, dass es nicht durch Hitze, wohl aber durch alle Säuren, und ferner durch Magensaft gefällt wird. Letzteres ist nicht durch die Einwirkung eines Fermentes (Pepsin) zu erklären, denn möglichst isolirtes Pepsin, das sonst noch alle Eigenschaften

des natürlichen hat, fällt Caseinlösungen nicht. — Alle Eigenschaften des Caseins stimmen genau überein mit denen des Kalialbuminats, so dass man beide als identisch betrachten muss. Der Einwand, dass Casein zuweilen in saurer Lösung vorkomme, nämlich in normal saurer Milch, (F. HOPPE), erledigt sich dadurch, dass die Milch zugleich phosphorsaures Alkali enthält, welches auch mit Kalialbuminat sauer reagirende Lösungen bilden kann (ROLLETT). Auch das Kalialbuminat wird wie Milch durch Laab coagulirt, wenn man ihm Milchzucker und etwas Fett zusetzt (LEHMANN), vermuthlich durch gebildete Milchsäure.

3. Globulin, Bestandtheil der Krystalllinse, der Blutkörperchen, und wahrscheinlich vieler Gewebe. Als characteristisch wird angegeben (BERZELIUS), dass es durch Kohlensäure (und andere schwache Säuren) gefällt und durch Zuleiten von Sauerstoff wieder gelöst wird. Neuere Untersuchungen (A. SCHMIDT) werden veranlassen, für das Globulin ein wichtigeres Characteristicum festzuhalten, nämlich die Fähigkeit fibrinogene Substanz (s. 5.) aus ihren Lösungen zu fällen, oder „fibrinoplastisch" zu wirken. (Näheres im 2. Cap.)

4. Ein noch unbenannter Eiweisskörper des Bindegewebes (ROLLETT), in Wasser unlöslich, in Kalkwasser löslich. (Auch geronnenes Albumin und Fibrin werden durch Kalkwasser gelöst, die Lösungen verhalten sich aber nicht wie die dieses Eiweisskörpers.) Nähere Angaben müssen wegen noch mangelnder bestätigender Untersuchungen unterbleiben.

5. Fibrinogene Substanz, im geronnenen Zustande Fibrin genannt, Bestandtheil des Blutes, der Lymphe und vieler Transsudate. Als characteristisch wurde bisher angegeben die spontane Gerinnung (Ursache der Blutgerinnung), welche durch einen noch unbekannten Einfluss der lebenden Gefässwände verhindert wird, aber sofort eintritt, sowie die Substanz demselben entzogen wird. Versuche haben indess gelehrt (A. SCHMIDT), dass diese Gerinnung nicht „spontan", sondern durch die Einwirkung eines anderen Körpers, der „fibrinoplastischen" Substanz, erfolgt. Als wesentlicher Bestandtheil aller fibrinoplastisch wirkenden Substanzen scheint das Globulin gelten zu müssen. — Auch die fibrinogene Substanz soll durch Kohlensäure fällbar, und durch Sauerstoff wieder löslich sein. (Näheres im 2. Cap.)

6. Spontan gerinnbare Eiweisskörper des Muskelröhreninhalts; ihre Gerinnung ist die Ursache der Todten- und

Wärmestarre des Muskels (Brücke, Kühne). Die spontane Gerinnung ist äusserst abhängig von der Temperatur, tritt um so schneller ein, je höher letztere, und augenblicklich bei einer gewissen Grenztemperatur, die für die einzelnen hierhergehörigen Körper verschieden ist. Für die der Froschmuskeln ist sie 40° und 45°, für die der Säugethiermuskeln 49—50°, für die der Taubenmuskeln 53° C. (Näheres in 10. Cap.)

7. Syntonin, erhalten durch Ausziehen von Muskelsubstanz mit sehr verdünnter Salzsäure. Durch die Entdeckung der ad 6. genannten Substanzen ist es höchst wahrscheinlich geworden, dass das Syntonin nur eine veränderte Form jener ist; jedoch scheint es noch nicht zweckmässig, den Namen Syntonin, mit welchem bestimmte Reactionen verbunden sind, auf jene zu übertragen.

8. Hämatokrystallin, Bestandtheil der Blutkörperchen, ein dimorph krystallinischer Körper, im rhombischen und hexagonalen System krystallisirend; die hexagonale Form ist bis jetzt nur beim Eichhörnchen gefunden. (v. Lang bei Rollett.) — Eine Zeit lang galt dieser Körper als ein farblos darstellbares, krystallisirbares, bei 63—65° C. gerinnendes Albuminat, das jedoch schwer von anhaftendem Blutfarbstoff zu trennen sei (Lehmann); jedoch scheint eine Trennung von dem dichroitischen Farbstoff der Blutkörperchen ohne Zersetzung nicht stattfinden zu können; wenigstens sind die auf die einfachste Weise dargestellten Hämatokrystallinkrystalle gefärbt und pleochromatisch (Rollett), und können zerlegt werden (durch Kohlensäure bei Gegenwart von vielem Wasser) in einen gelöst bleibenden Farbstoff und eine sich amorph niederschlagende, in verdünntem Natron lösliche, farblose Substanz (A. Schmidt). Letztere scheint mit Globulin identisch zu sein; sie sowohl, als auch das Hämatokrystallin wirkt stark fibrinoplastisch. Es scheint also das Hämatokrystallin kein einfacher Eiweisskörper, sondern eine Verbindung von Farbstoff und Globulin zu sein, welche den natürlichen Blutfarbstoff darstellt.

2. Nächste Abkömmlinge der Eiweisskörper, Albuminoïde.

Diese Gruppe ist bei weitem weniger gut characterisirt, als die vorhergehende und die folgende. Man hat in sie Alles zusammengeworfen, was in keine der beiden anderen passt. Auch sind die hierher gezählten Körper fast noch weniger bekannt, als die

Albuminate. Im Allgemeinen kann man in dieser Gruppe drei Arten von Körpern unterscheiden: Gewebs bestandtheile, Fermente und Farbstoffe.

1. Gewebsbestandtheile, wie bereits p. 17 erwähnt, sämmtlich unlöslich, oder von sehr hohem endosmotischen Aequivalent. Gemeinschaftliche Charactere fehlen hier gänzlich. Aufzuführen sind folgende:

a. Mucin (Schleimstoff) schwefelfrei, Bestandtheil der sog. „Schleimgewebe" (WHARTON'sche Sulze, embryonales Bindegewebe, Glaskörper, Zahnpulpa) und der Schleimdrüsensecrete, in welche es nur durch Zerfall von Drüsenzellen überzugehen scheint (Cap. IV.). Es bildet sehr zähe, fadenziehende Quellungen, und ist wahrscheinlich stets mit Alkali vergesellschaftet. Durch Essigsäure und Mineralsäuren ist es fällbar.

Sehr ähnlich ist ihm das, jedoch schwefelhaltige Pyin (Eiterstoff), welches mit dem aus Eiweiss durch Oxydationsmittel darstellbaren „Proteintritoxyd" identisch sein soll (MULDER).

b. Keratin (Hornstoff), schwefelreich, die Substanz der Epithelialzellwände und daher der bloss aus solchen bestehenden Horngewebe (Epidermis, Haare, Nägel, Hörner, Federn, u. s. w.); es ist in Wasser unlöslich, löst sich in Alkalien, quillt und löst sich theilweise in Essigsäure. Es wird ohne weitere Veränderung ausgeschieden.

c. Elastin, schwefelfrei, die Substanz der elastischen Fasern und Häute, in allen Agentien völlig unlöslich.

d. Glutin, Leim, schwefelhaltig, durch Kochen der sog. „leimgebenden oder collagenen" Gewebe (Bindegewebe, Knochen, Faserknorpel, u. s. w.) mit Wasser darstellbar; in krankhaftem (leukämischem) Blute fertig gebildet (SCHERER). Ob der Leim in den genannten Geweben fester oder flüssiger Bestandtheil ist, ist nicht bekannt. Die frühere Ansicht, dass fast die ganze Substanz derselben sich durch Kochen in Wasser löst, hergenommen aus der angeblich gleichen Zusammensetzung des Leims und des unveränderten (nur von den in kaltem Wasser, Alkohol und Aether löslichen Stoffen befreiten) Bindegewebes, hat durch die Entdeckung eines neuen Eiweisskörpers im letzteren (p. 22) ihren Halt verloren. — Characteristisch für den Leim ist, dass die durch Kochen erhaltene Lösung beim Erkalten zu einer Gallerte gesteht, die sich wieder durch Kochen in Wasser lösen lässt; das Vermögen zu gelatiniren schwindet nach mehrmaliger Wiederholung. Die Lösung ist durch

Gerbsäure, Chlorwasser, Alkohol, und durch einige Metallsalze (Sublimat, Platinchlorid) fällbar.

e. Chondrin, Knorpelleim, schwefelhaltig, durch Kochen aus hyalinem Knorpel und aus der Cornea darstellbar. — Es gelatinirt ebenfalls und unterscheidet sich vom Glutin durch eine grössere Anzahl von Fällungsmitteln.

f. Cerebrin, ein noch gänzlich unerforschter, stickstoffhaltiger Bestandtheil der Nervensubstanz.

2. Fermentartige Körper. Als solche bezeichnet man, in Ermangelung besserer Kennzeichen, alle diejenigen noch fast gänzlich unbekannten Körper, welche durch ihren Contact in anderen irgendwelche, besonders oxydative Veränderungen hervorzubringen vermögen, ohne selbst dabei nachweisbar verändert oder verbraucht zu werden, so dass eine kleine Menge des Ferments für grosse Mengen der zu verändernden Stoffe genügt. Man war früher geneigt, alle fermentartigen Substanzen den Eiweisskörpern zuzurechnen, weil einige (z. B. das Leberferment, BERNARD) in der Hitze gerinnen sollen. Doch sind die bisher am besten isolirten keine Eiweisskörper. Die Einwirkung der Fermente ist völlig unverständlich; die meisten erfordern zu ihrer Einwirkung eine Temperatur von etwa 30—40°; gestört wird die Wirkung, ausser durch Kälte, durch die Gegenwart vieler Substanzen, die meist als „Gifte" bezeichnet werden (Alkohol, Arsenik, Oxalsäure, Blausäure, viele Metallsalze, u. s. w.). — Von Fermenten, die im Körper vorkommen, sind aufzuführen:

a. Zuckerbildende; sie wandeln Stärke und stärkeähnliche Körper (Glycogen) in Dextrin und Zucker um. Sie kommen vor im Speichel, pancreatischen Saft, Darmsaft und in der Leber.

b. Milchsäurebildende; sie führen Zucker, durch Milchsäuregährung, in Milchsäure über; sie kommen vor im Magensaft, in der Milch, u. s. w. (Auch alkoholische Zuckergährung soll im Körper vorkommen. HUTSON FORD.) — Auch aus stickstoffhaltigen Substanzen scheint durch die Wirkung gewisser Fermente Milchsäure entstehen zu können (vgl. p. 18); so soll sie bei der sauren Harngährung aus Harnfarbstoff unter dem Einfluss des Schleims sich bilden (SCHERER).

c. Eiweisskörperlösende; sie führen die unlösliche Modification der Eiweisskörper in eine lösliche über, die aber von den gewöhnlichen löslichen Eiweisskörpern sich unterscheidet; auch

letztere werden in einen ähnlichen Zustand übergeführt. Solche Fermente finden sich im Magensaft (Pepsin), im pancreatischen Saft und im Darmsaft. Nur die beiden ersten sind näher bekannt. Sie unterscheiden sich dadurch, dass ersterer ein ~~vorhergegangenes~~ Aufquellen des geronnenen Eiweisskörpers durch verdünnte Säure ~~oder Alkali~~ voraussetzt (BRÜCKE), letzterer aber am besten ungequollene Stücke löst (DANILEWSKY). Auch löst jener vom Centrum, dieser von der Peripherie aus auf. Mit der Lösung scheint ein Oxydationsprocess verbunden zu sein (vgl. p. 21).

d. Fettemulgirende und fettzerlegende (vgl. unten die Fettreihe); solche kommen vor in der Galle, im Darmsaft, besonders aber im pancreatischen Saft.

Es ist von der nächsten Zeit eine genauere Erkenntniss der Fermente zu erwarten, seit man eine Methode kennen gelernt hat, einige derselben aus ihren Lösungen niederzuschlagen (BRÜCKE). Diese besteht darin, dass man in der Flüssigkeit einen voluminösen Niederschlag erzeugt, der das Ferment niederreisst und einschliesst. Durch Auflösen des abfiltrirten Niederschlags in geeigneten Lösungsmitteln erhält man das Ferment für sich. Am besten eignen sich hierzu alkoholisch-ätherische Cholesterinlösungen (BRÜCKE) oder Collodium (DANILEWSKY), die zu wässrigen Flüssigkeiten gemischt, Niederschläge der bezeichneten Art geben, welche dann durch Aether leicht gelöst werden.

3. Stickstoffhaltige Farbstoffe. Sie sind noch sehr wenig bekannt; man vermuthet, dass sie sämmtlich Abkömmlinge eines einzigen, nämlich des Blutfarbstoffs, sind.

a. Hämatin, Blutfarbstoff, eisenhaltig (Formel noch nicht festgestellt). Die verschiedenen so benannten, dargestellten Farbstoffe sind mannigfach von einander abweichend. Wahrscheinlich sind sie alle schon Zersetzungsproducte einer in den Blutkörperchen präformirten Verbindung eines Farbstoffes mit Globulin, des Hämatokrystallins (vgl. p. 23). Am besten characterisirt und unzweifelhaft Zersetzungsproducte dieses natürlichen Blutfarbstoffs sind: das Hämin (TEICHMANN), und das Hämatoïdin (VIRCHOW), beide krystallisirbar. Die meisten dieser Farbstoffe sind dichroïtisch (s. Cap. II.). Die Entstehung des Blutfarbstoffs ist unerklärt.

b. Gallenfarbstoffe; unter den vielen dargestellten scheinen nur zwei wirkliche Gallenbestandtheile zu sein: das gelbrothe Cholepyrrhin, Biliphaein oder Bilifulvin, krystallisirbar, identisch mit dem Hämatoïdin (VALENTINER), und das grüne Biliverdin, durch Oxydation aus jenem darstellbar. Die Entstehung der Gallenfarbstoffe aus Blutfarbstoff ist auch auf physiologischem Wege fast sicher bewiesen (s. Cap. IV.).

c. Harnfarbstoffe. Die verschiedenen aus Harn dargestellten, hauptsächlich rothen und blauen Farbstoffe sind weder ihrer Zusammensetzung nach bekannt, noch weiss man, welche die ursprünglich vorhandenen sind. Hervorzuheben sind: ein dem Hämatin ähnlicher, eisenhaltiger, rother Farbstoff (Urohämatin, Heller) und das (übrigens farblose) Indican, eine Vorstufe des Indigo, welches häufig im Harne und auch im Blute (Carter) vorkommt (ob es als normaler oder als zufälliger, vielleicht aus gewissen Nahrungsstoffen herrührender Körperbestandtheil aufzufassen sei, ist ungewiss).

d. Pigmente der Hornsubstanzen (Haare, Rete Malpighi), der Chorioidea, der Lungen, der Muskeln, u. s. w., alle völlig unbekannt. Eins derselben, das schwarze Melanin, das sehr verbreitet ist, ist stark eisenhaltig, was besonders für seine Entstehung aus Blutfarbstoff spricht.

3. Höhere Oxydationsstufen (stickstoffhaltige Spaltungsproducte) der Eiweisskörper.

Sie sind, wie bereits (pag. 19) erwähnt, genauer bekannt, krystallisirbar, meist in Wasser löslich und leicht diffundirbar. Zum Theil sind sie amidartig construirt, lassen sich jedoch auch unter andern Gesichtspuncten, z. B. als Aminsäuren, auffassen. Je höher die Körper in der Oxydationsreihe stehen, um so einfacher ist ihre Zusammensetzung; mehrere derselben, besonders der letzte, Harnstoff, können sogar künstlich aus unorganischen Stoffen dargestellt werden. Die Reihe dieser Oxydationsproducte ist jedenfalls noch nicht vollständig bekannt. Obwohl die meisten bereits künstlich durch Oxydationsmittel aus Eiweisskörpern oder ihren nächsten Abkömmlingen (Leim etc.) dargestellt worden sind, so sind doch nur wenige Glieder der Reihe direct in die nächsthöheren durch Oxydationsmittel umgewandelt worden. Auch muss man annehmen, dass es mehrere solcher Oxydationsreihen giebt, die neben einander verlaufen, denn einige der hierhergehörigen Körper sind schwefelhaltig, andre nicht.

Maassgebend für die hier gewählte Reihefolge ist das Verhältniss des C zum N; bei den Oxydationen wird nämlich immer mehr C und H in Form von CO_2, HO oder anderen Verbindungen abgespalten, so dass immer Nreichere Producte zurückbleiben. Das letzte, Nreichste, ist der Harnstoff. Bei einer noch unbekannten Oxydationsreihe bleibt aber, wie mehrfach erwähnt, zuletzt reiner N übrig.

1. Leucin ($C_{12}H_{13}NO_4$; — N : C = 1 : 12; Amid der Leucinsäure $C_{12}H_{11}O_5 . HO$); Bestandtheil fast aller Drüsenparenchyme, namentlich des Pancreas. — Aus Albuminaten und ihren Abkömmlingen (Leim, Mucin, etc.) durch Spaltungsmittel (Kochen mit Säuren oder Alkalien), und besonders leicht durch Fäulniss entstehend; findet sich daher namentlich reichlich in faulenden Organen.

2. Cystin ($C_6H_6NO_4S_2$; — N : C = 1 : 6), schwefelhaltig, also einer besonderen Reihe angehörend; im Nierenparenchym, zuweilen im Harn nachgewiesen.

3. Inosinsäure ($C_{10}H_6N_2O_{10} . HO$; — N : C = 1 : 5); möglicherweise zusammengesetzt aus je 1 At. Essigsäure, Oxalsäure und Harnstoff: — $C_4H_3O_3 + C_4O_6 + C_2H_4N_2O_2 = C_{10}H_7N_2O_{11}$ — LIEBIG); Bestandtheil des Muskelsaftes.

4. Taurin ($C_4H_7NO_6S_2$; — N : C = 1 : 4; künstlich darstellbar aus isäthionsaurem Ammoniak — STRECKER), schwefelhaltig, vielleicht mit Cystin derselben Reihe angehörig; Bestandtheil der Galle, in welcher es mit Cholalsäure ($C_{48}H_{40}O_{10}$) zu Taurocholsäure ($C_{52}H_{45}NO_{14}S_2 + 2HO$) gepaart ist, ferner des Nierenparenchyms.

5. Glycin (Glycocoll, Leimzucker), ($C_4H_5NO_4$; — N : C = 1 : 4; Amid der Glycinsäure $C_4H_3O_5 . HO$), Bestandtheil der Galle, in welcher es mit Cholalsäure ($C_{48}H_{40}O_{10}$) zu Glycocholsäure ($C_{52}H_{46}NO_{12} + 2HO$) gepaart ist; ferner des Blutes und des Harnes, wo es mit Benzoësäure ($C_{14}H_6O_4$) zu Hippursäure ($C_{18}H_9NO_6 + 2HO$) gepaart ist. Der Hippursäure sehr nahe steht der Zusammensetzung nach das Tyrosin ($C_{18}H_{11}NO_6$), welches möglicherweise ebenfalls Glycin (vielleicht mit Saligenin [FRERICHS & STAEDELER] oder mit Bittermandelöl [FRÖHDE] verbunden) enthält; es findet sich meist mit Leucin zusammen, und kann aus Eiweisskörpern u. s. w. durch Oxydation oder Fäulniss erhalten werden. Auch das Glycin ist auf diese Weise, besonders aus Leim, darstellbar.

6. Kreatin und Kreatinin ($C_8H_9N_3O_4$ und $C_8H_7N_3O_2$; — N : C = 1 : $2^2/_3$); Bestandtheile der Muskel- und Nervensubstanz, des Blutes und des Harnes; ersteres neutral, letzteres alkalisch, beide leicht in einander übergehend.

7. Sarkin oder Hypoxanthin ($C_{10}H_4N_4O_2$; — N : C = 1 : $2^1/_2$) Bestandtheil des Muskelsaftes und mehrerer Drüsen (Leber, Milz, vielleicht auch Niere).

8. Xanthin ($C_{10}H_4N_4O_4$; — $N:C = 1:2\frac{1}{2}$), Oxydationsproduct des vorigen, überall mit ihm zusammen vorkommend, ausserdem im Harne.

9. Harnsäure ($C_{10}H_4N_4O_6$ oder $C_{10}H_2N_4O_4 \cdot 2HO$, eine zweibasische Säure; — $N:C = 1:2\frac{1}{2}$); Oxydationsproduct des vorigen; Bestandtheil der Muskeln, Drüsen, (des Blutes) und des Harnes; wahrscheinlich immer an Natron (als saures harnsaures Natron) gebunden. — Die drei letztgenannten Körper bilden, wie die Formeln zeigen, eine einfache Oxydationsreihe; jeder kann aus dem vorhergehenden durch Oxydationsmittel künstlich dargestellt werden.

Die Harnsäure krystallisirt leicht in mannigfachen, zum Theil eigenthümlichen Formen (Wetzsteine, d. h. rhombische Tafeln, die an den stumpfen Winkeln abgerundet sind; Dumbells, eine verkürzten Trommelstöcken oder Lebensvertheidigern ähnliche Form); sie ist in Wasser schwer, in Säuren nicht löslich. — Characteristisch für sie ist die „Murexidprobe“: Sie wird mit Salpetersäure gelind erwärmt und zur Trockne gebracht, dann ein wenig Ammoniakgas oder -Lösung zugelassen; sofort nimmt der Rückstand eine intensiv purpurrothe Farbe an, die bei Zusatz von Natronlauge purpurblau wird.

10. Allantoïn ($C_8H_6N_4O_6$; — $N:C = 1:2$); Oxydationsproduct der Harnsäure und aus dieser darstellbar; im menschlichen Harn nur selten vorkommend (regelmässig dagegen im Harn saugender Kälber und in der Allantoisflüssigkeit).

11. Harnstoff ($C_2H_4N_2O_2$; — $N:C = 1:1$; Amid der Kohlensäure); Oxydationsproduct der Harnsäure. Bestandtheil der meisten thierischen Flüssigkeiten, besonders der Auswurfsstoffe, das Endproduct der Eiweissoxydation. Ausserhalb des Körpers zerfällt er leicht unter Wasseraufnahme in kohlensaures Ammoniak ($C_2H_4N_2O_2 + 4HO = 2[NH_4O \cdot CO_2]$).

Der Harnstoff krystallisirt in vierseitigen Prismen, ist leicht in Wasser und Alkohol, schwer in Aether löslich, seine Lösung schmeckt bitterlich. — Er ist auf verschiedene Arten künstlich darstellbar, so a. aus dem ihm isomeren cyansauren Ammoniak (Wöhler), b. aus Phosgengas und Ammoniak (Natanson), c. aus Kohlensäureäther und Ammoniak (Natanson)*); ferner kann er aus den meisten der oben zuletzt genannten Körper durch Oxydationsmittel künstlich erhalten werden. — Characteristische Reactionen sind: seine Fällbarkeit durch salpetersaures Quecksilberoxyd und durch Salpetersäure; mit jenem bildet er ein unlösliches Doppelsalz, mit dieser ein schwerlösliches Salz.

---

*) a. $NH_4O \cdot C_2NO = C_2H_4N_2O_2$.
b. $C_2O_2Cl_2 + 4NH_3 = 2NH_4Cl + C_2H_4N_2O_2$.
c. $2(C_4H_5O \cdot CO_2) + 2NH_3 = 2C_4H_6O_2 + C_2H_4N_2O_2$.

II. Kohlenhydrate und ihre Abkömmlinge.

Die Kohlenhydrate des Körpers sind theils als solche in der Nahrung aufgenommen (Zucker, direct genossen oder aus genossener Stärke gebildet), theils im Körper erst durch Oxydation entstanden, und zwar höchstwahrscheinlich als Spaltungsproducte von Albuminaten und deren Abkömmlingen (p. 18), möglicherweise aber auch von Fetten; (aus Glycerin lässt sich Zucker darstellen — PASTEUR). Wegen ihrer leichten Oxydirbarkeit werden sie ebenso schnell verbraucht, als sie entstehen, und sind daher nirgends bleibende Gewebsbestandtheile. Ihre Oxydationsproducte im Organismus sind noch wenig bekannt. Ein Theil scheint sehr schnell, höchstens nach Uebergang in Milchsäure, in CO_2 und HO zu zerfallen. Ein anderer geht vielleicht durch Oxydation in flüchtige Fettsäuren über; wenigstens zerfällt Zucker, mit Ozon behandelt, in Kohlensäure, Wasser und Ameisensäure (v. GORUP-BESANEZ). Nach einer Hypothese sollen die Kohlenhydrate in feste Fettsäuren und in Glycerin, also in wahre Fette übergehen. Die Gründe, welche für diesen Vorgang sprechen, werden unten bei der Fettreihe auseinandergesetzt werden. Endlich wird auch angegeben, dass Alkoholbildung aus Zucker im Organismus stattfinden könne (HUTSON FORD). — Die im Körper vorkommenden Kohlenhydrate sind folgende:

1. Glycogen ($C_{12}H_{11}O_{11} . HO$); Bestandtheil der Leber, der Muskeln, der Placenta, u. s. w., wandelt sich durch dieselben Einflüsse wie Stärke, also durch Säuren und durch die zuckerbildenden Fermente (p. 25), in Dextrin (?) und Zucker um. Ueber die Vermuthungen in Betreff seiner Abstammung s. Cap. VI.

Weiss, amorph, quillt in Wasser auf, und bildet beim Erwärmen eine opalisirende Lösung.

2. Dextrin ($C_{12}H_{10}O_{10}$), zuweilen im Blute vorhanden, vermuthlich von der unvollendeten Umwandlung der genossenen Stärke oder des Glycogens in Zucker herrührend.

3. Zuckerarten. Zwei derselben, Trauben- und Milchzukker, kommen im Organismus vor.

a. Traubenzucker ($C_{12}H_{12}O_{12}$), (Leber-, Harn-, Krümel-, Stärkezucker); er stammt theils aus der Nahrung, und zwar entweder direct genossen, oder aus genossener Stärke gebildet, oder

aus anderen Zuckerarten (Rohr-, Frucht-, Milchzucker) entstanden, welche im Darm in Traubenzucker übergehen, — theils aus dem im Körper gebildeten Glycogen. Er ist in den meisten Körperbestandtheilen in geringen Mengen nachgewiesen. Ueber seine Oxydation gilt das über die der Kohlenhydrate überhaupt Angegebene. Ein sehr kleiner Theil wird unoxydirt mit dem Harn ausgeschieden (BRÜCKE).

Der Traubenzucker krystallisirt in kleinen, krümlige Haufen bildenden rhombischen Tafeln; er ist in Wasser leicht löslich; die Lösung dreht die Polarisationsebene nach rechts, und reducirt Metalllösungen in der Wärme. Hierauf gründen sich mehrere Zuckerproben. (Die gewöhnlichste, TROMMER'sche ist folgende: Die Lösung wird mit Kalilauge versetzt, und vorsichtig schwefelsaures Kupferoxyd zugesetzt; es bildet sich nicht, wie sonst, ein weissblauer Niederschlag von Kupferoxydhydrat, sondern eine tiefblaue Lösung. Ist zu viel Kupfer zugesetzt, so dass sich ein Niederschlag bildet, so muss dieser abfiltrirt werden. Die klare blaue Lösung giebt nach längerer Zeit, beim Erwärmen sofort, einen gelbrothen bis rothen Niederschlag von Kupferoxydul). — Die Traubenzuckerlösung geht nach Zusatz von Hefezellen unter Erwärmung in Alkohol und Kohlensäure über (alkoholische Gährung); bei Gegenwart gewisser anderer Fermente liefert der Traubenzucker Milchsäure und Buttersäure (Milchsäure- und Buttersäure-Gährung).

b. Milchzucker ($C_{12}H_{11}O_{11}$); Bestandtheil der Milch, vermuthlich aus Traubenzucker herstammend.

Gut krystallisirbar, in Wasser löslich, dreht die Polarisationsebene stärker nach rechts, als Traubenzucker; nicht direct der alkoholischen Gährung fähig, sondern erst nach Uebergang in eine vom Traubenzucker verschiedene, gährungsfähige Zuckerart, die sog. „Lactose“; wohl aber ebenso wie Traubenzucker der Milchsäuregährung.

4. Inosit, Muskelzucker ($C_{12}H_{12}O_{12}$), wegen seiner Unfähigkeit zu alkoholischer Gährung nicht zu den Zuckerarten gerechnet, Bestandtheil der Muskeln und mehrerer Drüsen. Vermuthlich ist auch der Inosit ein Spaltungsproduct der Albuminatreihe.

Krystallisirbar, in Wasser löslich, der alkoholischen Gährung unfähig, dagegen wie die vorigen in Milchsäure übergehend; reducirt Kupferoxydhydrat nicht, erhält es jedoch in Lösung; ohne Wirkung auf polarisirtes Licht.

5. Milchsäure ($C_6H_5O_5 . HO$), Bestandtheil fast aller Parenchymsäfte, namentlich der thätigen Muskelfaser, und vieler Secrete. Ihr Ursprung ist vermuthlich ein doppelter; sie entsteht aus den Kohlenhydraten (Zucker), und ferner durch Spaltung aus der Albuminatreihe (vgl. p. 18). Genaueres über ihre Bildung im Organismus ist nicht bekannt.

III. Fettsäuren, Fette und verwandte Körper.

Die Reihe der im Körper vorkommenden Fettsäuren (gemeinsame Formel $C_{2n}H_{2n-1}O_3 + HO$ oder $C_{2n}H_{2n}O_4$) lautet:

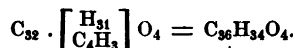
Butinsäure	$C_{40}H_{40}O_4$
Stearinsäure	$C_{36}H_{36}O_4$
Palmitinsäure	$C_{32}H_{32}O_4$
Myristinsäure	$C_{28}H_{28}O_4$
Laurostearinsäure	$C_{24}H_{24}O_4$
Caprinsäure	$C_{20}H_{20}O_4$
Caprylsäure	$C_{16}H_{16}O_4$
Capronsäure	$C_{12}H_{12}O_4$
(Baldriansäure	$C_{10}H_{10}O_4$)
Buttersäure	$C_8\,H_8\,O_4$
(Propionsäure	$C_6\,H_6\,O_4$)
Essigsäure	$C_4\,H_4\,O_4$
(Ameisensäure	$C_2\,H_2\,O_4$)

Ferner kommt noch eine sehr nahestehende Säure vor:



Oleïnsäure $C_{36}H_{34}O_4$

welche betrachtet werden kann als eine Palmitinsäure, in welcher ein At. H durch ein At. Acetyl (C_4H_3) vertreten ist:



$$C_{32} \cdot \begin{bmatrix} H_{31} \\ C_4H_3 \end{bmatrix} O_4 = C_{36}H_{34}O_4.$$

Die erstgenannten und die Oleïnsäure sind nicht flüchtig, die übrigen um so flüchtiger, je weiter unten sie in der Reihe stehen, da der Siedepunct für jedes abgehende At. C_2H_2 um 19°C. sinkt. Nur die Fettsäuren mit der Formel $C_{4n}H_{4n}O_4$ scheinen im Organismus vorzukommen, die übrigen sind nicht mit Sicherheit nachgewiesen; die früher vielfach angeführte Margarinsäure ($C_{34}H_{34}O_4$) scheint als ein Gemenge von Stearin- und Palmitinsäure gelten zu müssen (Heintz). Namentlich die nicht flüchtigen Fettsäuren, aber auch die nächstfolgenden der Reihe sowie die Oleïnsäure gehen mit einem alkoholartig componirten Körper, Lipyloxydhydrat oder Glycerin ($C_6H_8O_6$) unter Wasserabgabe Verbindungen ein, welche man Fette („neutrale Fette") nennt; man bezeichnet sie als: Butin, Stearin, Oleïn, Palmitin, Myristin, Caprinin, Caprylin, Butyrin, etc. — Diese können umgekehrt wieder (unter Wasseraufnahme) in die Fettsäure und Glycerin durch verschiedene Mittel, durch gewisse Fermente (p. 26), namentlich aber durch Alkalien zerlegt werden. Die sich im letzteren Falle bildende Verbindung der Fettsäure mit dem Alkali heisst Seife und der Process Verseifung. — Die Fette sind theils fest, theils halbflüssig, theils flüssig (Oele), in Wasser völlig unlöslich, in heissem Alkohol und in Aether leicht löslich. In Wasser werden sie durch gewisse Mittel in feinen Tröpfchen aufgeschwemmt (emulgirt). — Durch Oxydationsmittel gehen die in der Reihe höher stehenden Fettsäuren, CO_2 und HO abgebend, in die folgenden flüchtigeren über. Dieser Process tritt in den Fetten schon an der Luft theilweise ein, indem sich die Fettsäuren vom Glycerin trennen und beide sich oxydiren. Der dabei auftretende Geruch der flüchtigen Säuren ist für diese Oxydation, das „Ranzigwerden," characteristisch.

1. Neutrale Fette (namentlich Stearin und Palmitin, mit Oleïn gemengt) finden sich in allen Flüssigkeiten und Geweben des Körpers, und an vielen Stellen in massenhafter Anhäufung, theils frei in Flüssigkeiten suspendirt (in Emulsion), theils in Zellen eingeschlossen. Sie stammen zum Theil aus der Nahrung, zum grössten Theil aber sind sie Oxydations- und Spaltungsproducte, wahrscheinlich theils der Albuminatreihe, theils der Kohlenhydrate. Die Gründe für die erstere Vermuthung sind bereits p. 18 angedeutet; für die zweite sprechen folgende Thatsachen: 1. Ein den Fetten sehr nahe stehender Körper, das Wachs, wird von den Bienen bei ausschliesslicher Zuckernahrung in grossen Mengen gebildet. 2. Ein Zusatz von Kohlenhydraten zu albuminatreicher Nahrung befördert die Fettanhäufung im Körper (Mästung). 3. In den Früchten der Oliven scheint aus einem Abkömmlinge der Kohlenhydrate, dem Mannit, Fett gebildet zu werden (DE LUCA). — Von theoretischer Seite ist eine Fettbildung aus Kohlenhydraten noch nicht hinreichend erklärt. Zwar kann Glycerin aus Zucker entstehen (BERTHELOT), ebenso flüchtige Fettsäuren (p. 30), aber die Bildung der nicht flüchtigen Fettsäuren aus Kohlenhydraten ist weder nachgewiesen, noch verständlich, da damit ein Reductionsprocess verbunden sein müsste. Die Erfahrung dass die Kohlenhydrate die Mästung befördern, lässt sich übrigens auch so erklären, dass sie als leicht oxydirbare Körper die Einwirkung des Sauerstoffs von den Albuminaten abziehen und dadurch die Umwandlung der letzteren in Fette befördern (F. HOPPE). Die Gründe, welche für die letztere Auffassung sprechen, werden im 7. Cap. angeführt werden.

Die Fette werden nur in sehr kleinen Mengen als solche ausgeschieden (Talg, Milch); zum grössten Theile werden sie im Organismus weiter oxydirt, und zwar ihre beiden Bestandtheile, meist nach vorheriger Trennung. Die nächsten Oxydationsproducte der Säure sind die höheren flüchtigen Fettsäuren, schliesslich natürlich CO_2 und HO, die des Glycerins sind unbekannt, vielleicht Zucker (p. 30).

2. Fettsäuren. Die nichtflüchtigen scheinen nur in geringem Maasse und stets an Alkalien gebunden, in Form von Seifen vorzukommen; letztere finden sich im Blute, in der Lymphe, in der Galle, u. s. w. — Die flüchtigen Fettsäuren finden sich an vielen Stellen, namentlich in Drüsen und Secreten, theils frei, theils an Basen gebunden. Sie können herstammen aus der Oxydation der Fette (p. 32), der Kohlenhydrate (p. 30), und endlich auch

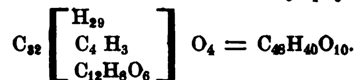
der Albuminate (p. 18). Ueber ihre nächste Bildung ist fast Nichts bekannnt. — Sie verfallen vermuthlich sehr schnell den oxydirenden Einflüssen des Organismus und werden als Kohlensäure und Wasser ausgeschieden.

3. Cholestearin ($C_{52}H_{44}O_2$), ein gleich dem Glycerin alkoholartig zusammengesetzter, wachsartiger, krystallisirender Körper, Bestandtheil der Galle, des Blutes, des Hirnes, der Milz, u. s. w. — Seine Abstammung ist durchaus unbekannt; seitdem es auch im Pflanzenreich aufgefunden ist (BENEKE), kann man vermuthen, dass ein Theil desselben aus der Nahrung stamme. Seine Oxydationsproducte sind ebenfalls unbekannt; ein Theil wird unverändert ausgeschieden.

Das Cholestearin wird nur aus hypothetischen Gründen in der Fettreihe aufgeführt. Diese selbst aber (basirend auf einem Zusammenhang mit der Palmitinsäure LEHMANN) können wegen mangelnder experimenteller Begründung hier nicht aufgeführt werden.

4. Cholalsäure (Cholsäure) ($C_{48}H_{40}O_{10}$), Bestandtheil der Galle, in welcher sie mit Glycin und Taurin gepaart, die Glyco- und Taurocholsäure bildet. Eine Hypothese lässt sie aus Fetten entstehen (s. Cap. IV.). — Ihre nächsten Umsatzproducte sind: Choloïdinsäure ($C_{48}H_{38}O_8$) und Dyslysin ($C_{48}H_{36}O_6$), in welchen Formen sie theilweise (durch den Koth) ausgeschieden wird. Wahrscheinlich aber geschieht eine derartige Umsetzung nur im Darm; welche Oxydationsproducte aber die Cholalsäure im Blute liefert, ist gänzlich unbekannt.

Der Zusammenhang der Cholalsäure mit der Fettsäurenreihe ist nach einer Hypothese (LEHMANN) folgender: Sie lässt sich betrachten als eine Palmitinsäure, in welcher 1 At. H durch 1 At. Acetyl (C_4H_3) [vgl. die Oleïnsäure p. 32] und 2 At. H durch 2 At. eines unbekannten Radicals $C_6H_4O_3$ vertreten sind:



$$C_{32}\begin{bmatrix} H_{29} \\ C_4\,H_3 \\ C_{12}H_8O_6 \end{bmatrix} O_4 = C_{48}H_{40}O_{10}.$$

Noch einige andere, fast unbekannte oder wenigstens im Organismus nicht mit Sicherheit nachgewiesene Stoffe: Oleophosphorsäure, Glycerinphosphorsäure, Lecithin, Myelin, u. s. w., Bestandtheile der Hirnsubstanz, des Eidotters, etc., pflegt man hierher zu zählen.

Anhang.

Ausser den hier aufgeführten regelmässigen Körperbestandtheilen sind noch zahlreiche andere fortwährend im Organismus

anzutreffen, welche man jenen gegenüber als *zufällige* bezeichnen darf. Ob und in wie weit auch die wesentlichen Bestandtheile durch andere Substanzen ersetzbar sind, lässt sich a priori deshalb nicht entscheiden, weil man durchaus nicht alle Eigenschaften kennt, welche jene für den Organismus verwerthbar machen. Es ist aber nicht zweifelhaft, dass jede Substanz durch eine andere, die in den wesentlichen Eigenschaften vollkommen mit ihr übereinstimmt, wie überall so auch im Organismus ersetzt werden könne. Es ist aber sehr fraglich, ob es für die wichtigen organischen Körperbestandtheile, z. B. die Eiweisskörper, solche vollkommne Vertreter giebt; denkbarer ist dies für solche Körperbestandtheile, die wesentlich mechanische Bedeutung haben, etwa für die knochenbildenden Kalksalze. Versuche, die in dieser Richtung angestellt worden sind (ROUSSIN), haben gelehrt, dass *isomorphe* Substanzen sich im Organismus vertreten können.

Unzweifelhaft aber werden fortwährend mit der Nahrung auch solche Substanzen aufgenommen, welche nicht zum Ersatze wesentlicher Körperbestandtheile dienen können, und doch in den Stoffwechsel übergehen; diese bilden die zufälligen Körperbestandtheile. Die Regel für sie ist, dass sie nach sehr kurzem Verweilen im Organismus wieder ausgeschieden werden; während ihres Aufenthalts aber unterliegen sie grossentheils ebenfalls, soweit sie ihnen zugänglich sind, den oxydirenden Einflüssen des Körpers, und können also zu den Leistungen, namentlich zur Wärmebildung mit verwandt werden. Gerade diese zufälligen Bestandtheile sind aus naheliegenden Gründen leichter auf ihrem Wege durch den Körper und in ihren Veränderungen zu verfolgen, als die regulären, ein Umstand, der zu Rückschlüssen auf die normalen Stoffwechselvorgänge mit Vortheil benutzt wird. Von organischen Substanzen werden ganz oder grösstentheils unverändert wieder ausgeschieden: die meisten freien organischen Säuren, viele Alkaloïde, die meisten Farb- und Riechstoffe. Pflanzensäuren, welche in neutralen Alkalisalzen in den Körper gelangen, werden vollständig verbrannt und als kohlensaure Alkalien ausgeschieden. Alkoholische und ätherische Substanzen werden ebenfalls vollständig verbrannt. Gerbsäure wird in Gallussäure verwandelt. Die organischen Säuren der Benzoësäuregruppe (gemeinsame Formel $C_{2n}H_{2n-8}O_4$) werden nicht oxydirt, paaren sich aber in der Leber mit Glycin (p. 28) und werden als gepaarte Säuren ausgeschieden; so die Benzoësäure ($C_{14}H_6O_4$) als *Hippursäure* ($C_{18}H_9NO_6$),

die Toluylsäure ($C_{16}H_8O_4$) als Tolursäure ($C_{20}H_{11}NO_6$); ebenso die jener Gruppe nahestehende Salicylsäure ($C_{14}H_6O_6$) als Salicylursäure ($C_{18}H_9NO_8$); eine ähnliche Umwandlung erleiden einige durch gleiche Radicale mit jenen Säuren verwandte Stoffe, so geht Benzoylwasserstoff (Bittermandelöl), Zimmtsäure u. a. in Hippursäure, — Salicylwasserstoff und Salicin in Salicylursäure über. Auch die Chinasäure ($C_{14}H_{12}O_{12}$), welche sich leicht zu Benzoësäure reduciren lässt, liefert im Körper Hippursäure (LAUTEMANN). Da die Pflanzenwelt an vielen der eben genannten Stoffe reich ist, so ist die Hippursäure ein regelmässiger Körperbestandtheil der Pflanzenfresser (mit Ausnahme der Saugzeit), und des Menschen bei Pflanzenkost.

ZWEITES CAPITEL.

Das Blut und seine Bewegung.

I. DAS BLUT.

Das rothe Blut des Menschen besteht aus einer farblosen, alkalisch reagirenden Flüssigkeit (liquor s. plasma sanguinis), und microscopisch kleinen Körperchen, welche in sehr grosser Menge (4—5,5 Millionen in einem Cub.^{mm}; WELCKER), wahrscheinlich dicht einander berührend, in der Flüssigkeit aufgeschwemmt sind. Letztere sind zum grössten Theil roth, zum geringsten ($^1/_{500}$—$^1/_{350}$, WELCKER; — im Milzvenenblute dagegen $^1/_{70}$, HIRT) farblos.

Rothe Blutkörperchen.

Die rothen Blutkörperchen des Menschen sind runde, in der Mitte verdünnte (biconcave) Scheiben; ihr grösster Durchmesser beträgt durchschnittlich $^1/_{135}$^{mm}. — Sie sind gleichmässig roth gefärbt. — Der Consistenz nach sind sie sehr weich, biegsam und elastisch; eine Membran, welche den Inhalt einschliesst, existirt nicht (ROLLETT), ebensowenig ein Kern; man kann sie daher nicht als Zellen bezeichnen.

Die Blutkörperchen der Säugethiere sind mit Ausnahme der ovalen des Kameels ähnlich den menschlichen; die der Vögel oval und biconvex; die der Amphibien oval, platt und sehr gross (bis zu $^1/_{12}$^{mm} Dchm. bei Proteus); die der Fische meist rundlich oval. Die der Vögel, Amphibien und Fische haben Kerne. — Bei den Wirbellosen finden sich nur in wenigen Abtheilungen rothe Blutkörperchen. Fast alle Wirbellosen, und von den Wirbelthieren der Amphioxus lanceolatus, haben farbloses oder gelbliches Blut, mit farblosen Körperchen von mannigfacher Gestalt.

Das specifische Gewicht der Blutkörperchen ist etwas grösser als das des Plasma; denn sie senken sich in ruhig stehendem Blute, wenn sie nicht (durch Gerinnung, s. u.) gehindert werden, langsam zu Boden. In ruhendem Blute vereinigen sich die rothen Blutkörperchen leicht zu geldrollenähnlichen Säulen. Die Ursache hiervon ist unklar. Bei Verdünnung des Plasma durch Wasserzusatz quellen sie durch Wasseraufnahme kugelig auf und werden endlich unsichtbar; bei Concentration desselben durch Zusatz von Salzen schrumpfen sie zu zackigen Körpern zusammen, indem sie Wasser abgeben.

Die chemischen Bestandtheile der rothen Blutkörperchen sind:

1. ein rother, dimorph krystallinischer, dichroïtischer (im auffallenden Lichte rother, im durchfallenden grüner), eisenhaltiger Körper, das Hämatokrystallin, welcher sich zerlegen lässt in einen in Wasser löslichen, eisenhaltigen, krystallinischen Farbstoff und einen amorphen, in Wasser unlöslichen Eiweisskörper, der mit dem Globulin gleiche Eigenschaften hat (p. 23). Dieser Körper ist durch verschiedene Einflüsse von den übrigen Bestandtheilen der rothen Blutkörperchen zu trennen, wobei er sich in der Blutflüssigkeit auflöst. Solche Einwirkungen sind hauptsächlich (ROLLETT): Gefrieren und Wiederaufthauen des Blutes, Durchleiten electrischer Entladungsschläge, vollständige Entfernung der Blutgase; ferner (v. WITTICH) Behandlung des Blutes mit Aether. Die beiden erstgenannten Einflüsse lösen auch den Rest der Blutkörperchensubstanz („Stroma" ROLLETT) in der Blutflüssigkeit auf; jedoch sind beide Vorgänge von einander unabhängig. — Das Hämatokrystallin wirkt fibrinoplastisch (s. unten). Der Dichroïsmus der Blutfarbstoffe wird durch Sauerstoff aufgehoben und fehlt daher dem sauerstoffreichen (arteriellen) Blute (BRÜCKE).

Aeltere und complicirtere Methoden Blutkrystalle darzustellen werden hier übergangen, weil sie theils nicht das wahre Hämatokrystallin liefern, theils ganz unwesentliche Vorschriften enthalten. Ehe man das Hämatokrystallin genauer kannte, wurden noch andere aus Blutkörperchen dargestellte Substanzen hie und da als directe Bestandtheile derselben angesehen, welche man jetzt sämmtlich als Zersetzungsproducte des Hämatokrystallins betrachtet. Die hauptsächlichsten derselben sind: 1) amorphe Eiweisskörper (Globulin), 2) ein angeblich farbloser, krystallinischer Eiweisskörper (LEHMANN's Hämatokrystallin, vgl. p. 23), 3) verschiedene aus Blut darstellbare, zum Theil dichroïtische Farbstoffe, theils in Wasser löslich (v. WITTICH's Hämatin, amorph), theils nicht (TEICHMANN's Hämin, krystallisirbar), 4) bei natürlicher Blutzersetzung entstehende Farbstoffe (VIRCHOW's Hä-

matoïdin, krystallinisch). — Von den genannten Körpern hat das Hämin eine practische Wichtigkeit erlangt, weil seine leicht darstellbaren und characteristischen Krystalle zum Nachweise von Blut (z. B. in gerichtlichen Fällen) dienen können. Man erhält sie durch Kochen des Objects, z. B. des verdächtigen Flecks, mit wasserfreier Essigsäure (Eisessig) und vorsichtiges Eindampfen des erhaltenen Auszugs; die Krystalle sind rhombische Tafeln, mehr oder weniger dunkel braun gefärbt, in Wasser, Alkohol und Aether unlöslich, in Alkalien unter Farbenveränderung löslich.

Die dichroïtischen Blutfarbstofflösungen zeigen die Erscheinung der unächten inneren Dispersion; man muss hieraus schliessen, dass sie kleine anders lichtbrechende Theilchen suspendirt enthalten. Mit der Aufhebung des Dichroïsmus durch den Sauerstoff scheint also eine Auflösung dieser suspendirten Körperchen verbunden zu sein (Brücke).

2. Geringe Mengen verschiedener Fette, Seifen und Cholestearin.
3. Salze, namentlich Kali- und Phosphorsäure-Verbindungen.
4. Wasser.
5. Gase (s. unten).

Farblose Blutkörperchen.

Die farblosen Blutkörperchen (Lymphkörperchen) sind runde kernhaltige Zellen, mit etwas granulöser, maulbeerförmiger Oberfläche, grösser als die rothen (etwa $^1/_{90}{}^{mm}$). Sie zeigen die grösste Aehnlichkeit mit den Zellen der Lymphe, von denen sie auch herstammen (Cap. VI.). Ihre chemischen Bestandtheile sind noch nicht genau bekannt, vermuthlich sind es, mit Ausnahme des Farbstoffs, nahezu die der rothen. Viele Gründe sprechen dafür (Cap. VI.), dass die farblosen Blutkörperchen die Vorstufe der rothen sind; Uebergangsformen finden sich an gewissen Orten (bes. im Milzvenenblut).

Ausserdem sind noch andere sehr inconstante und zweifelhafte feste Theile im Blute beschrieben, nämlich die „Faserstoffschollen" und das „Molecularfibrin" (Zimmermann). — Das letztere ist, wie die neuesten Untersuchungen wahrscheinlich gemacht haben, (Alex. Schmidt) ein Niederschlag von fibrinoplastischer Substanz (Globulin).

Blutflüssigkeit.

Die Blutflüssigkeit enthält einen Stoff, welcher in dem sich selbst überlassenen Blute sehr bald sich anscheinend spontan, in Form verfilzter Fasern ausscheidet, und hierbei die Blutkörperchen in sich einschliesst, — den sog. „Faserstoff" oder das „Fibrin." Diese Ausscheidung, die Gerinnung des Blutes, verwandelt das flüssige Blut in eine weiche rothe Masse; nach

mehreren Stunden indess zieht sich dieselbe auf ein kleineres Volum zusammen, indem sie eine gelbliche Flüssigkeit, das Blutserum aus sich auspresst. Das Serum enthält sämmtliche Bestandtheile der Blutflüssigkeit mit Ausnahme des ausgeschiedenen Faserstoffs. Die zurückbleibende, im Serum schwimmende, dichte rothe Masse, der Blutkuchen (placenta sanguinis), besteht demnach aus dem Faserstoff und den Blutkörperchen. — Haben die Blutkörperchen vor der Gerinnung (z. B. bei Verzögerung derselben) Zeit gehabt, sich etwas zu senken, so enthält die oberste Schicht des Blutkuchens keine Körperchen, ist daher weiss und nach der Zusammenziehung von etwas geringerem Querschnitt, als der rothe Theil; man nennt sie die Speckhaut (crusta phlogistica von ihrem Vorkommen in dem bei entzündlichen Krankheiten entleerten Blute). — Durch Peitschen des frischentleerten Blutes mit einem Stäbchen, erhält man den Faserstoff rein, indem er sich beim Gerinnen an das schlagende Stäbchen fasrig ansetzt; die zurückbleibende, jetzt nicht mehr gerinnungsfähige Flüssigkeit (das „geschlagene Blut“) besteht aus dem Serum und den Blutkörperchen.

Der als „Faserstoff“ sich ausscheidende Körper ist eine dem Eiweiss sehr nahe stehende Substanz, die „fibrinogene Substanz“ (A. SCHMIDT), welche in dem natürlichen Blutplasma gelöst ist und im gelösten Zustande alle Eigenschaften des Eiweiss besitzt, jedoch durch Kohlensäure aus ihrer Lösung gefällt wird (aber schwerer als Globulin). Ihre Ausscheidung geschieht nicht, wie früher angenommen wurde, spontan, sondern (A. SCHMIDT) durch die Einwirkung eines Bestandtheils der Blutkörperchen, der „fibrinoplastischen Substanz.“ Es ist bereits mehrfach erwähnt worden, dass zunächst das Hämatokrystallin und von dessen Zersetzungsproducten das Globulin als die fibrinoplastische Substanz zu betrachten sei; aber auch viele andere Körper (Bindegewebe, Augenmedien, farblose Blutkörperchen, Lymphkörperchen, u. s. w.) haben, vermuthlich durch ihren Gehalt an Globulin, fibrinoplastische Wirkung. Ob die Einwirkung der fibrinoplastischen Substanz als eine fermentartige aufzufassen ist, d. h. ob dieselbe Menge davon nach einander beliebige Quantitäten von fibrinogener Substanz zu coaguliren vermag, oder ob sie bei dem Vorgange selbst verbraucht wird, ist noch nicht festgestellt.

Die Einwirkung der fibrinoplastischen auf die fibrinogene Substanz, also die Blutgerinnung, kann durch mancherlei Umstände

verhindert, verzögert oder beschleunigt werden. Verhindert wird sie durch einen noch räthselhaften Einfluss der lebenden Gefässwand (Brücke): das Blut kann nicht gerinnen, so lange es in den Gefässen kreist, wobei jedes Theilchen fortwährend mit der lebenden Gefässwand in Contact kommt, sondern erst nach der Entfernung aus den Gefässen, oder nach dem Tode, oder auch in den lebenden Gefässen, sobald an einer Stelle Stillstand des Blutes eintritt, wodurch die centralen Blutschichten dem Einfluss der Wand entzogen sind. Verzögert oder auch gehindert wird die Gerinnung ferner durch den Zusatz von Alkalien, alkalischen Salzen, durch Kohlensäure oder andere schwache Säuren, welche das Globulin aus seinen Lösungen fällen. Beschleunigt wird sie durch Berührung mit der Luft (so dass Blut in offenen Behältern schneller gerinnt, als in geschlossenen), durch Berührung mit fremden festen Körpern (z. B. Schlagen), durch Wärme bis zu 55°.

Das Blut enthält mehr fibrinoplastische Substanz, als nöthig ist um sämmtliche fibrinogene zu coaguliren. Denn die aus dem geronnenen Blute ausgepresste Flüssigkeit (blutkörperchenhaltiges Serum) vermag noch andere Flüssigkeiten, welche fibrinogene Substanz enthalten. z. B. Transsudate (Cap. IV.) zu coaguliren, oder die Coagulation solcher fibrinogenhaltiger Flüssigkeiten zu beschleunigen, die zwar fibrinoplastische Substanz enthalten, aber nur so wenig oder eine so schwach wirkende, dass ihre spontane Gerinnung sehr langsam erfolgt (z. B. Chylus und Lymphe).

Die Menge der fibrinogenen Substanz ist trotz des grossen Volums, das sie im geronnenen Zustande einnimmt, sehr gering, nur etwa 0,2%.

Die übrigen Bestandtheile der Blutflüssigkeit (d. h. also: die Bestandtheile des Blutserums) sind:

1. Wasser, etwa 90% (das Serum = 100 gesetzt).

2. Eiweiss, in grosser Menge, etwa 8—10%; wahrscheinlich zum Theil an Alkalien gebunden (als Natronalbuminat). Auch andere Eiweisskörper, z. B. Casein, werden von Einigen im Serum angenommen (Panum); jedoch ist das „Serumcasein" als im Serum gelöste fibrinoplastische Substanz (Globulin) zu betrachten (A. Schmidt).

3. Oxydationsstufen der Eiweisskörper, sog. Extractivstoffe, nämlich Glycin (als Hippursäure), Kreatin, Kreatinin, Sarkin und Harnstoff, zuweilen auch Harnsäure, sämmtlich in sehr geringer Menge.

4. Traubenzucker, in geringer und nach dem Orte verschiedener Menge (s. Cap. VI.).

5. Fette, Seifen, Fettsäuren und Cholestearin, die Fette theils mittels der Seifen gelöst, theils emulgirt, ebenfalls nur in geringer, übrigens schwankender Menge (0,1—0,2%).

6. Ein, jeder Blutart eigenthümlicher Riechstoff. Der gelbe Farbstoff des Serums rührt möglicherweise von den Blutkörperchen her.

7. Salze, und zwar vorwiegend Natronsalze, Chlor- und Kohlensäure-Verbindungen, also bes. Kochsalz und kohlensaures Natron.

8. Gase.

Blutgase.

Von Gasen enthält das Gesammtblut Sauerstoff, Kohlensäure und Stickstoff, theils nur absorbirt, theils in lockeren chemischen Verbindungen.

Das Grundgesetz für die Absorption von Gasen durch Flüssigkeiten (Henry-Dalton-Bunsen'sches Gesetz) lautet: Das Absorptionsvermögen ist für verschiedene Flüssigkeiten und Gase verschieden; mit zunehmender Temperatur nimmt es ab, und wird beim Siedepuncte der Flüssigkeit = 0. Das von einer bestimmten Flüssigkeit bei gleichbleibender Temperatur aufgenommene Volumen eines bestimmten Gases ist von dem Drucke, unter dem das Gas steht, unabhängig; — oder mit andern Worten (mit Berücksichtigung des Mariotte'schen Gesetzes): Das Gewicht der aufgenommenen Gasmenge ist dem Drucke proportional. — Hieraus ergiebt sich, dass in einem luftleeren Raume (wo der Druck = 0 ist) kein Gas absorbirt bleiben kann, sondern das absorbirte ausströmen muss. (Ist der luftleere Raum abgeschlossen und wird das ausgeströmte Gas nicht entfernt, so wird sich endlich ein Druck herstellen, unter dem der Rest absorbirt bleibt.) — Da ferner verschiedene Gasarten auf einander keinen Druck ausüben, so wird eine Flüssigkeit, die ein Gas, z. B. Kohlensäure, absorbirt enthält, in einem von einem andern Gase, z. B. Wasserstoff, erfüllten Raum ihr Gas ebenso ausströmen lassen wie im luftleeren Raum; denn der Druck in dem Wasserstoff enthaltenden Raum ist für Kohlensäure = 0; statt dessen wird Wasserstoff seinem Drucke entsprechend absorbirt werden. Man kann daher absorbirte Gase aus einer Flüssigkeit austreiben: 1. durch erhöhte Temperatur, besonders durch Auskochen, 2. durch den luftleeren Raum (Luftpumpe, Toricelli'sche Leere), 3. durch Hindurchleiten eines fremden Gases oder durch Schütteln mit einem solchen. — Alle diese Methoden sind zur Entbindung der im Blute enthaltenen Gase benutzt worden (Magnus, Lothar Meyer, Setschenow).

1. Sauerstoffgas ist im arteriellen Blute (s. unten) im Mittel zu 15,78 Volumprocenten gefunden worden (Setschenow); in venösem Blute ist die Sauerstoffmenge äusserst schwankend (Cap. III); im Venenblute ruhender Muskeln betrug sie im Mittel aus 5 Bestimmungen 5,96 Vprc. (Sczelkow). Das Verhalten gasfreien Blutes gegen Sauerstoffgas zeigt, dass dasselbe von Blut nicht bloss

absorbirt, sondern zum grössten Theil chemisch gebunden wird. Die Sauerstoffaufnahme ist nämlich vom Drucke bis auf einen kleinen Theil ganz unabhängig, folgt also nicht dem DALTON'schen Gesetz. Schliesst man die Blutkörperchen aus, nimmt man blosses Serum, so wird das Gas nur absorbirt, und zwar ebensoviel, wie der dem DALTON'schen Gesetze folgende (absorbirte) Theil des vom Blute im Ganzen aufgenommenen Sauerstoffs beträgt (L. MEYER). Man muss deshalb annehmen, dass der Sauerstoff von einer in den Blutkörperchen enthaltenen Substanz chemisch gebunden, vom Serum aber nur absorbirt wird (d. h. von dessen Wasser, denn Serum absorbirt gerade soviel Sauerstoff wie blosses destillirtes Wasser).*) Diese Annahme muss man auf den natürlichen Sauerstoffgehalt des Blutes übertragen. — Die chemische Verbindung in den Blutkörperchen ist so locker, dass der gebundene Sauerstoff durch dieselben Mittel, wie bloss absorbirter, ausgetrieben wird (Auskochen, luftleerer Raum, Gasdurchleitung). Kohlenoxydgas verdrängt nicht nur sämmtlichen im Blute vorhandenen Sauerstoff, sondern macht auch das Blut, welches dabei eine hell scharlachrothe Farbe annimmt, unfähig, wieder Sauerstoff chemisch zu binden; es muss also in den Blutkörperchen ebenfalls chemisch gebunden werden, und zwar fester als Sauerstoff; die gebundene Menge ist gleich der des Sauerstoffs (HOPPE, BERNARD, L. MEYER). Nach Zusatz von gewissen Substanzen (Weinsäure) zum Blute ist ein grosser Theil des Sauerstoffs so fest gebunden, dass dieser nun nicht mehr durch jene Mittel entfernt werden kann (L. MEYER).

Mehrere Erfahrungen sprechen dafür, dass der in den Blutkörperchen gebundene Sauerstoff hier wenigstens theilweise in der Modification des activen Sauerstoffs, des Ozons vorhanden ist, ähnlich wie in den schon lange bekannten Ozonübertragern (z. B. Eisenoxydulsalze, Platinmohr): 1. Die Blutkörperchen, also normales oder geschlagenes Blut, wirken wie Ozonübertrager, d. h. sie vermögen bei Berührung mit ozonhaltigen Flüssigkeiten (Terpenthinöl) diesen Ozon zu entnehmen und es auf leicht oxydable Körper (Guajaktinctur, Jodkalium) zu übertragen (wobei die Guajaktinctur sich bläut, — das Jodkalium zersetzt wird und das freigewordene Jod mit Stärkekleister die blaue Färbung giebt). (SCHÖNBEIN, HIS). — 2. Im normalen Blute kann Ozon durch seine

*) Doch wird auch angegeben (Fernet), dass blosses Serum ebenfalls etwas Sauerstoff unabhängig vom Druck aufnehme, ein Resultat, das vielleicht durch Verunreinigung des Serums mit Blutkörperchen bedingt war (Ludwig).

Wirkung auf die genannten Reagentien nachgewiesen werden (A. SCHMIDT). Dass nur die rothen Blutkörperchen das Ozon enthalten, wird durch die Wirkungslosigkeit blossen Serums bewiesen. Von den Bestandtheilen derselben scheint das Hämatokrystallin allein als Sauerstoff-, resp. Ozonträger gelten zu müssen, und von dessen Bestandtheilen wiederum nur das Hämatin, da nach Ausfällung des Globulins durch Kohlensäure in verdünntem Blut (s. p. 23) nichts geändert wird, blosses Globulin aber kein Ozonüberträger ist; auch zeigt durch Membranen diffundirtes verdünntes Blut, das also auch von dem Stroma der Blutkörperchen nichts enthält, noch dieselben Eigenschaften. — Mit diesen Erfahrungen stimmt sehr gut die Bestimmung des Blutes, den aus der Atmosphäre entnommenen Sauerstoff auf die oxydirbaren Körperbestandtheile zu übertragen.

2. *Kohlensäure* findet man im arteriellen Blute (SETSCHENOW) im Mittel zu 30, im venösen Blute ruhender Muskeln (SCZELKOW) zu 35 Volumprocenten. Auch hier ist, wie die Absorptionsversuche lehren, ein Theil chemisch gebunden (richtet sich also nicht nach dem DALTON'schen Gesetze), ein anderer, der bei weitem grössere, nur absorbirt; letzterer ist viel grösser, als der entsprechende des Sauerstoffs (weil Kohlensäure bekanntlich in viel grösserem Maasse vom Wasser absorbirt wird). Da jedoch blosses Serum sich vollkommen ebenso gegen Kohlensäure verhält, wie das Gesammtblut, so ist der chemisch gebundene Theil der Kohlensäure nicht in den Blutkörperchen, sondern, zugleich mit dem absorbirten, im Serum zu suchen. Der Bestandtheil des Serums, an den ein Theil der Kohlensäure gebunden ist, ist das phosphorsaure Natron ($2\,NaO\,.\,HO\,.\,PO_5$) (FERNET).

Auch das *kohlensaure* Natron des Serums kann (bei Absorptionsversuchen) Kohlensäure (zu doppeltkohlensaurem Salze) binden; indess enthält das natürliche Blut kein doppeltkohlensaures Natron.

3. *Stickstoff* enthält das Blut etwa zu 1—2 Volumprocenten. Auch von ihm ist vielleicht ein kleiner Theil chemisch gebunden, und zwar in den Blutkörperchen (FERNET, SETSCHENOW).

Blutarten.

Die Zusammensetzung des Blutes ist nicht im ganzen Körper dieselbe. Den bedeutendsten Unterschied zeigt das *arterielle* (in den Körperarterien, dem linken Herzen und den Lungenvenen) und das *venöse* Blut (in den Körpervenen, dem rechten Herzen

und den Lungenarterien), und zwar hauptsächlich im Gasgehalt und in der Farbe. Das arterielle Blut enthält mehr Sauerstoff (dagegen weniger Kohlensäure), als das venöse und hat eine hellere (scharlachrothe) Farbe; es zeigt ferner nicht den Dichroïsmus des letzteren. Der Unterschied der Farbe hängt mit dem des Sauerstoffgehalts eng zusammen; denn durch Schütteln mit Sauerstoff (oder atmosphärischer Luft) wird dunkles Blut hellroth, durch Schütteln mit andern Gasen (ausser Kohlenoxydgas, p. 43) das hellrothe dunkel.

Ausserdem soll das Arterienblut mehr Wasser, Fibrin, Salze, Zucker und Extractivstoffe, dagegen weniger Blutkörperchen und weniger Harnstoff enthalten, als das venöse. Seine Temperatur ist durchschnittlich um 1° C. höher. — Die Ursache der Wirkung der Gase auf die Blutfarbe liegt zum grössten Theil in der Formveränderung der Blutkörperchen, welche durch Sauerstoffbindung schrumpfen und concaver werden, durch Sauerstoffentziehung (Kohlensäuredurchleitung etc.) dagegen aufschwellen sollen (Harless); dem entsprechend müssen sie im ersteren Falle als stärkere Hohlspiegel das Licht concentrirter zurückwerfen, im letzteren mehr zerstreuen. Wenigstens macht der Zusatz von Salzen das Blut auf diese Weise (p. 38) heller, der Zusatz von Wasser dagegen dunkler. Indess wirken die Gase auch unabhängig von der Form der Körperchen auf den blossen Farbstoff (z. B. wenn man durch Wasserzusatz jene zerstört hat) in demselben Sinne. Für eine directe Einwirkung der Gase auf den Farbstoff spricht auch die Aufhebung des Dichroïsmus durch Sauerstoff (p. 38). — Enthält ausserdem das arterielle Blut weniger Blutkörperchen, so hat es auch dadurch eine weniger gesättigte Farbe.

Von der eigenthümlichen Zusammensetzung besonderer Blutarten (Pfortader-, Lebervenen-, Milzvenenblut) ferner über den Einfluss der Verdauung, der Nahrungsbestandtheile auf das Blut wird in späteren Capiteln die Rede sein.

Der Wechsel der körperlichen und chemischen Bestandtheile des Blutes, der Verlust und der Wiederersatz, ist Gegenstand des sechsten Capitels.

Blutmenge.

Die Menge des im menschlichen Körper enthaltenen Blutes ist nicht genau bekannt; sie beträgt etwa $^1/_{13}$ (Bischoff), bei Neugebornen $^1/_{19}$ (Welcker) des Körpergewichts.

Die bekanntesten Methoden zur Bestimmung der Blutmenge sind folgende: 1. Aus der Verdünnung, welche eine bekannte, injicirte, Wassermenge im ganzen Blut bewirkt, kann man die Blutmenge berechnen; man bestimmt die Verdünnung durch Vergleichung des Wassergehalts von zwei Blutproben, die man unmittelbar vor, und eine Weile nach der Wasserinjection entnommen hat (Valentin); [giebt falsche Resultate, weil das Wasser sich nicht gleichmässig mit dem ganzen Blut mischt, und weil das verdünnte Blut sofort mit den Geweben in Diffusion tritt, also Wasser (namentlich durch die Nieren) abgiebt, und feste Stoffe aufnimmt].

2. Man bestimmt den festen Rückstand der gesammten Blutmenge, die man durch Ausfliessen bei der Enthauptung, und durch Ausspritzen des in den Gefässen gebliebenen Restes mit Wasser (so lange dies noch geröthet abfliesst) erhält; aus dem Rückstand lässt sich die Blutmenge berechnen, wenn man vorher in einer unverdünnten Blutprobe den Gehalt an festen Bestandtheilen bestimmt hat (Ed. Weber); [ungenau, weil sich nie alles Blut aus den Gefässen ausspritzen lässt]. — 3. Man verdünnt die ganze Blutmenge (ebenso wie bei 2. und ausserdem noch durch Auslaugen des ganzen Körpers erhalten) so lange mit Wasser, bis sie genau dieselbe Farbe hat, wie eine vorher entzogene, gemessene, und mit einer gemessenen Wassermenge verdünnte Blutprobe; aus der zum Verdünnen gebrauchten Wassermasse lässt sich die Blutmenge einfach berechnen (Welcker, Heidenhain); [leidet an dem Fehler, dass nicht alle Blutarten gleiche färbende Kraft haben; ist indess am meisten vervollkommnungsfähig].

II. DIE BLUTBEWEGUNG.

Das Blut bewegt sich fortwährend mit grosser Geschwindigkeit durch alle Theile des Körpers in den durch das Gefässsystem vorgeschriebenen Bahnen, welche es nirgends verlässt. Alle Ausgaben von Stoffen geschehen daher durch die geschlossene Röhrenwand hindurch; ebenso, mit einer einzigen Ausnahme (Einströmen der Lymphe) die Einnahmen. Zu diesem Verkehr sind jedoch nur die dünnwandigsten Theile des Gefässsystems, die Haargefässe oder Capillaren geeignet. Da das Gefässsystem vollständig in sich geschlossen ist und die Blutbewegung stets in derselben Richtung geschieht, so muss letztere ein Kreislauf sein.

Man kann sich deshalb das Gefässsystem als ein kreisförmiges, vielfach verzweigtes, aber überall geschlossenes Rohr vorstellen; die Stellen des Rohres, wo die Verzweigung am feinsten ausgebildet ist, entsprechen den Capillarsystemen; nur an zwei Stellen ist es vollkommen einfach, diese sind: die Aorta und die Lungenarterie, jede mit der ihr zugehörigen Herzhälfte; von jeder dieser Stellen kann man in die andere nur durch ein Capillarsystem gelangen; es giebt also zwei Hauptcapillarsysteme, welche beide jedes Bluttheilchen bei jedem Kreislauf einmal durchlaufen muss, die Lungencapillaren und die Körpercapillaren. Der functionelle Unterschied dieser beiden Capillarsysteme liegt im Gaswechsel des Blutes (s. Cap. III.); in den Lungencapillaren nimmt das Blut Sauerstoff auf und giebt Kohlensäure ab, in den Körpercapillaren geschieht das Umgekehrte. Das Blut ist daher auf dem ganzen Wege von den Lungen- zu den Körpercapillaren

sauerstoffreich, daher hellroth (p. 45) oder arteriell, umgekehrt auf dem Wege von den Körper- zu den Lungencapillaren sauerstoffarm und kohlensäurereich, daher dunkelroth oder venös. Der ganze Kreislauf zerfällt demnach in eine arterielle und eine venöse Hälfte.

An den Anfängen der beiden einfachen Stellen des Gefässsystems (die eine in der arteriellen, die andere in der venösen Hälfte) sind die Haupttriebwerke in Form zweier contractiler, mit Klappen versehener Schläuche angebracht, die beiden Herzhälften, und zwar die linke auf der arteriellen Seite (Anfang der Aorta), die rechte auf der venösen (Anfang der Lungenarterie).

Vom Herzen aus gerechnet, nennt man nun jede zu einem Capillarsysteme hin Blut führende Gefässverzweigung ein Arteriensystem, jede von einem Capillarsystem her Blut bringende ein Venensystem. Es giebt demnach zwei Arterien-, und zwei Venensysteme. Das Körperarteriensystem (System der Aorta) führt arterielles Blut aus dem linken Herzen in die Körpercapillaren, das Körpervenensystem das hier venös gewordene in das rechte Herz, von hier führt das Lungenarteriensystem das venöse Blut in die Lungencapillaren und das Lungenvenensystem das hier arteriell gewordene in das linke Herz.

Da bei den Gefässtheilungen fast stets die Summe der Zweigquerschnitte den des Stamms übertrifft, so nimmt der Gesammtquerschnitt des Gefässsystems im Allg. mit der Verzweigung zu, sodass er an den beiden einfachen Stellen (Aorta und Art. pulmonalis) am geringsten, in den Capillartheilen am grössten ist. Die Gefässröhren, namentlich die Arterien, haben eine sehr vollkommene Elasticität.

Obwohl die ganze Blutbewegung ein einziger Kreislauf ist, wird doch oft missbräuchlich der Abschnitt vom linken Herzen durch die Körpercapillaren zum rechten Herzen als grosser oder Körper-Kreislauf, der andere als kleiner oder Lungen-Kreislauf bezeichnet. — Ein Theil des Körpervenenblutes, nämlich das aus den Capillaren des Darmes und der Milz kommende, vereinigt sich in einem Venenstamm (Pfortader), welcher nicht ohne Weiteres zum rechten Herzen geht, sondern erst zu einem zweiten Capillarsystem sich in der Leber, wie eine Arterie, verzweigt; erst aus diesem gelangt das Blut in die direct zum Herzen führenden Venen; auch dieser Abschnitt des Gefässsystems wird missbräuchlich als Pfortader-Kreislauf bezeichnet.

Unter den bewegenden Kräften, welche den Blutkreislauf bewirken, steht die Herzbewegung oben an; ehe daher jene im Zusammenhange dargestellt werden, wird das Wesentliche über das Herz vorangeschickt.

Die Herzbewegung.

Das Herz besteht aus zwei vollständig getrennten, übereinstimmend gebauten musculösen Hohlorganen, deren jedes durch rhythmische Zusammenziehungen und ventilartige Vorrichtungen seinen Inhalt in bestimmter Richtung durch sich selbst hindurchbefördert. Die rechte Hälfte ist in die venöse, die linke in die arterielle Hälfte des Blutkreislaufs eingeschaltet, jene enthält daher nur dunkelrothes, diese nur hellrothes Blut (p. 47); — jene befördert das aus dem Körper kommende, durch die Hohlvenen einströmende Blut in die Lungenarterie, diese das aus den Lungen durch die Lungenvenen zurückkehrende in die Aorta. Jede Herzhälfte besteht aus einer dünnwandigen Vorkammer, die das einströmende Blut zunächst aufnimmt, und einer dickwandigen Kammer, die es in die Arterie presst.

Die Muskelfasern, welche den grössten Theil der Herzwand bilden, sind, obgleich dem Willen gänzlich entzogen, quergestreift und, abweichend von fast allen übrigen, verzweigt und unter einander netzartig zusammenhängend. Sie bilden mehrfache, verschieden gerichtete, zum Theil spiralig gewundene Schichten; die der Ventrikel entspringen von den faserknorpligen Ringen an den Vorhofsgrenzen, und setzen sich theils ebendaselbst wieder an, theils nachdem sie sich in die Mm. papillares umgeschlagen, an die Chordae tendineae der Klappen. Die Muskeln der Vorhöfe sind völlig von denen der Kammern getrennt; dagegen gehen viele Fasern von einer Herzhälfte auf die andere über.

Das Herz der Säugethiere und der Vögel verhält sich wie das menschliche. Bei den beschuppten Amphibien communiciren beide Kammern, bei den nackten ist überhaupt nur Eine vorhanden; bei jenen entspringt Aorta und Lungenarterie aus dem gemeinsamen Kammerraum, bei den nackten entspringt nur Ein Gefäss aus der Kammer, welches sowohl dem Körper als den Lungen Blut zuführt. Das Herz der Fische und der Batrachierlarven entspricht überhaupt nur der rechten menschlichen Herzhälfte (eine Kammer und eine Vorkammer); in die arterielle Kreislaufshälfte ist kein Herz eingeschaltet, so dass die Kiemenvenen direct in die Aorta über gehen. — Bei den Wirbellosen, wo meist kein abgeschlossenes Gefässsystem existirt, kommt ein eigentliches Herz mit Kammern und Vorkammern nur in wenigen Abtheilungen vor; in anderen ist nur ein offener mit Klappen versehener Schlauch vorhanden (z. B. das Rückengefäss der Insecten); andere haben gar Nichts dergleichen.

Die rhythmischen Bewegungen des Herzens bestehen in einer abwechselnden Zusammenziehung der Vorkammern und Kammern. Die beiden Herzhälften arbeiten durchaus parallel und gleichzeitig. Während der Zusammenziehung (Systole) der Vorkammern geschieht die Erschlaffung (Diastole) der Kammern, und umgekehrt; die Systole der Kammern folgt unmittelbar auf

die der Vorkammern; dagegen bleibt nach der Kammersystole eine kleine Pause bis zur nächsten Systole der Vorkammern; die Systole der Vorkammern dauert ferner kürzere Zeit, als die der Kammern.

Das Herz und die grossen Gefässe liegen innerhalb des Thorax in einem Raume, welchen die über ihr natürliches Volum ausgedehnten Lungen beständig zu vergrössern streben (s. Cap. III.); sie stehen daher unter negativem Drucke, d. h. ihre Wände, namentlich die nachgiebigeren der Vorkammern und der Venenstämme, werden auseinander gezogen. Die Vorhöfe müssen daher, sobald sie erschlafft sind, sich stets von den Venen her mit Blut vollsaugen. Aber auch die erschlafften Ventrikel füllen sich durch denselben Umstand mit Blut; und ihre Vollsaugung wird noch durch eine gewisse active Erweiterung (die sog. „Selbststeuerung", s. unten) begünstigt. In der kurzen Pause zwischen dem Ende der Kammersystole und dem Beginn der Vorhofssystole, in welcher nach Obigem das ganze Herz erschlafft ist, müssen daher sowohl die Vorhöfe als die Ventrikel mit Blut gefüllt sein.

Die nach jener Pause eintretende Zusammenziehung der Vorkammern beginnt an den musculösen Venenmündungen und verengt zunächst diese, darauf das ganze Lumen der Vorkammer. Der hierdurch auf den Inhalt ausgeübte Druck muss den grösseren Theil desselben in die zwar schon gefüllten, aber noch ausdehnbaren Ventrikel entleeren; denn der Rückweg in die Venen ist ihm theils durch jene Verengerung ihrer Mündungen, theils durch directen Klappenverschluss (Coronarvenen und untere Hohlvene), theils durch entferntere Venen-Klappen (in dem Bereich der oberen Hohlvene) abgesperrt oder erschwert. Die Ventrikel werden sich daher so weit mit Blut füllen, bis ihre Spannung grösser geworden ist, als die der gegen Schluss ihrer Systole allmählich etwas erschlaffenden Vorhöfe. Ist dieser Punct eingetreten, so schliessen sich die „venösen" K l a p p e n an der Ventrikel- und Vorhofsgrenze (Atrio-Ventricular-Klappen).

Diese Klappen (rechts die Tricuspidalis, links die Bicuspidalis oder Mitralis) bestehen aus 3, resp. 2 häutigen Platten, die mit breiter Basis an den Wänden der Grenzöffnung, mit ihren freien Rändern durch die Chordae tendineae an den Mm. papillares befestigt sind. In der Ruhe hängen sie schlaff in den Ventrikel herab. Sobald aber im Ventrikel ein höherer Druck herrscht, als im Vorhof, so treibt sie der Rückstrom nach oben, entfaltet sie, und da ihr Umschlagen in den Vorhof durch die Chordae verhindert ist, so werden ihre inneren Ränder an einander gepresst, so dass ein vollständiger Verschluss zu Stande kommt.

Unmittelbar nach dem Verschluss der venösen Klappen beginnt die Kammersystole. Der Klappenverschluss wird durch die gleichzeitige Contraction der Papillarmuskeln noch befestigt, und die Zusammenziehung der Kammern presst nun deren ganzen Inhalt mit grosser Kraft in die Arterien (Aorta und Pulmonalis). Sowie die Systole aufhört, verschliesst der hohe Druck in den Anfängen der Arterien die Semilunarklappen, so dass ein Rücktritt des Blutes in die erschlafften Ventrikel unmöglich ist. Nach einer kurzen Pause, während welcher (wie oben gesagt) die Ventrikel sich aus den bereits gefüllten Vorhöfen anfüllen, beginnt das Spiel von Neuem mit der Vorhofssystole.

Die Semilunarklappen sind je drei am Umfange des Arterieneingangs angeheftete wagentaschenförmige Häute. Während das Blut in die Arterien einströmt, werden sie an die Arterienwände angedrückt. Sobald aber der Druck in den Arterien grösser wird, als in den Ventrikeln, schlagen sie sich nach unten und stossen mit ihren Rändern aneinander, die nun einen dreistrahligen Stern bilden; in dieser Lage bilden sie einen festen Verschluss gegen die Ventrikel.

Die die Herzsubstanz mit Blut versorgenden Coronararterien entspringen aus der Aorta meist so tief (in den Sinus Valsalvae), dass ihre Oeffnungen von den der Wand anliegenden Klappen bedeckt werden; (ein vollständiger Verschluss scheint jedoch nie einzutreten, weil die Klappen sich nicht innig an die Aortenwand anschmiegen, RÜDINGER). Während der Systole der Ventrikel strömt daher wenig oder kein Blut in sie ein, wohl aber füllen sie sich während der Diastole unter dem hohen Druck, der dann im Anfangstheil der Aorta herrscht. Die Ventrikelwandungen erhalten daher ihr Arterienblut nicht während sie contrahirt sind, sondern erst im Augenblicke der Erschlaffung, wo es leicht eindringt, und zugleich eine selbstständige Erweiterung durch die Turgescenz der Wände bewirkt, welche die Bluteinströmung während der Diastole begünstigt (s. oben). Diese, übrigens vielfach (namentlich von HYRTL) bestrittene, Einrichtung ist die sog. „Selbststeuerung" des Herzens (BRÜCKE).

Aus dem was oben über die Systole der Vorhöfe gesagt worden, ergiebt sich, dass sich wahrscheinlich nie alles Blut aus ihnen entleert, und dass stets ein kleiner Rückstoss in die Venen stattfinden muss, der indess ausserhalb des Thorax nur selten (als Venenpuls) merkbar ist. Die Bedeutung der Vorhöfe liegt darin, dass sie die Füllung der Ventrikel von der grade vorhandenen Spannung im Venensystem unabhängig machen, und dass sie den Schluss der Atrioventricularklappen besorgen (LUDWIG). Ferner würde, wenn die Vorhöfe fehlten, im Augenblick der Kammerdiastole eine plötzliche Druckabnahme sich weithin rückwärts in das Venensystem verbreiten; dadurch aber dass das Endstück des Ve-

nensystems (der Vorhof) im Augenblick der Kammerdiastole sein Lumen verkleinert, wird der Druck im Venensystem annähernd constant erhalten. Die Vorhöfe wirken also auch regulirend auf die Blutbewegung in den Venen.

Die Gestalt des erschlafften Herzens (genauer: der beiden Ventrikel) ist im Allgemeinen eine Art schiefer Kegel, dessen Basis (ein Querschnitt durch die Atrioventriculargrenze) eine Ellipse ist. Durch die Systole (der Ventrikel) ändert sie sich dergestalt, dass die Basis sich abrundet, und die vorher schiefe Axe sich vertical stellt, so dass ein gerader Kegel entsteht. Diese Formveränderung ist mit einer Axendrehung und durch die eigenthümliche Lagerung des Herzens im Thorax mit einer Aufrichtung der Herzspitze verbunden; letztere schnellt dabei die Thoraxwand hervor (LUDWIG). Ein Anschnellen der Herzspitze gegen die Thoraxwand kann ferner bewirkt werden durch den sog. „Reactionsstoss," den jeder bewegliche Körper, aus dem eine Flüssigkeit in einer Richtung ausströmt, in entgegengesetzter erleidet (GUTBROD, SKODA). Beide Momente sind zur Erklärung des Herzstosses oder Spitzenstosses verwerthet worden, welchen man zwischen der 7. und 8. Rippe, etwas innerhalb einer durch die Brustwarze gezogenen Verticalen fühlt und sieht. Trifft der Stoss grade eine Rippe, so sieht man nur eine leichte Erschütterung der Umgebung.

Sowohl am blosgelegten Herzen, wie am Thorax in der Herzgegend, hört man mit dem aufgelegten Ohre oder mittels des Stethoscops je zwei schnell aufeinanderfolgende Töne, die „Herztöne." Der erste (systolische) ist dumpf und hält so lange an, wie die Systole der Kammern; man schreibt ihn den Schwingungen der gespannten membranösen Atrioventricularklappen zu. Der zweite (diastolische) folgt ihm unmittelbar, fällt also in den Anfang der Kammerdiastole. Er ist kürzer und heller, und rührt jedenfalls von dem plötzlichen Schlusse der Semilunarklappen her.

Auslösung und Rhythmus der Herzbewegungen.*)

Das aus dem Körper entfernte Herz schlägt noch eine Zeit lang, bei kaltblütigen Thieren tagelang, fort. Seine Bewegungen müssen daher, wenigstens zum Theil, durch Vorrichtungen, die in ihm selbst gelegen sind, ausgelöst werden; man vermuthet letztere mit grösster Wahrscheinlichkeit in den (unter einander zusammen-

*) Es ist vortheilhaft, bei den Hauptvorgängen des Stoffwechsels die nervösen Einflüsse gleich mit anzuführen, obwohl bei dieser Vorwegnahme Begriffe gebraucht werden müssen, die erst im dritten Abschnitt erläutert werden.

hängenden) Ganglienzellen, die in die Muskelsubstanz des Herzens, namentlich in das Septum atriorum und in die Atrioventriculargrenze, eingelagert sind (REMAK). Wenigstens ein Theil dieser Ganglien muss automatisch rhythmische Contractionen des Herzens auslösen, und auch die Reihenfolge des Contractionsverlaufs (von den Vorhöfen zu den Ventrikeln) muss in ihrer Anordnung und Verbindung begründet sein. In einem ruhenden, aber noch erregbaren Herzen lassen sich durch verschiedene die Herzsubstanz treffende Reize (mechanische, thermische, chemische, electrische) auf reflectorischem Wege eine oder mehrere geordnete Contractionen der Herzabtheilungen hervorrufen, leichter von der inneren, als von der äusseren Herzoberfläche aus. Die Anwesenheit sauerstoffhaltigen Blutes in den Herzcapillaren scheint sowohl für die automatische, als auch für die durch Reflex erregte Thätigkeit der Herzganglien Bedingung zu sein (LUDWIG, VOLKMANN, GOLTZ). Die eigentlichen Ursachen der rhythmischen Automatie sind indess gänzlich unbekannt.

Auch ganglienlose Herzmuskelstücke lassen sich, wie jedes andere Muskelstück, durch directe Reizung in Contraction versetzen. — Nicht alle Ganglienzellen des Herzens haben die oben besprochene automatisch-rhythmische Function, wie die (meist an Froschherzen angestellten) Trennungsversuche gelehrt haben, durch welche man die einzelnen Gangliengruppen von einander isoliren und ihre Wirkung für sich erkennen kann (BIDDER, STANNIUS, HEIDENHAIN, v. BEZOLD u. A.). Die wichtigsten Resultate derselben sind: Eine Abtrennung der obersten Vorhofsganglien (im Venensinus des Frosches), durch Abschneiden oder Unterbinden, bewirkt einen (bei Abhaltung des Luftreizes anhaltenden, GOLTZ) Stillstand des Herzens, während der abgetrennte Sinus weiter pulsirt. Werden jetzt die Vorhöfe vom Ventrikel getrennt, so bleiben jene in Ruhe, während dieser wieder zu pulsiren anfängt. Man hat daher zwei Ganglienarten am Herzen unterschieden: rhythmisch-automatische (vorzugsweise im Venensinus und in den Ventrikeln) und bewegungshemmende (vorzugsweise in den Vorhöfen). Letztere sollen die rhythmisch-motorischen Kräfte des Ventrikels für sich unterdrücken können, der Summe beider rhythmischen Organe indess nicht gewachsen sein. —

Neuerdings ist der Versuch gemacht worden, die Annahme einer Automatie der Herzganglien durch die Vorstellung unnöthig zu machen, dass das sauerstoffhaltige Blut in den Herzwandungen erregend auf die Ganglien wirke (GOLTZ), während bisher das letztere nur als Bedingung für die Erregbarkeit der Herzganglien, wie überhaupt aller nervösen Apparate (s. d. 3. Abschnitt), angesehen wurde. Die erregbarsten Ganglien sollen die in den Venenmündungen (Sinus beim Froschherzen) gelegenen sein; sind diese einmal erregt, so soll sich die Erregung auf die benachbarten wie bei peristaltischen Bewegungen, mechanisch oder durch Nervenverbindung, fortpflanzen. Der Rhythmus der Erregung aber wird dadurch erklärt, dass an jeder Stelle durch die der Erregung folgende Contraction der Reiz selbst, nämlich das Blut, auf einige Zeit entfernt wird. Der normale

Reiz könne durch andre, z. B. durch atmosphärische Luft, vollkommen ersetzt werden; daher schlage das ausgeschnittene Herz an der Luft fort. Werde aber jeder Reiz vom ganzen Herzen oder bloss vom Sinus ferngehalten, (z. B. indem man das durch Auspressen völlig blutleer gemachte Herz unter Oel bringt, namentlich nach Abtrennung des Sinus), so stehe das Herz still. Die rhythmische Bewegung höre ferner auf, wenn dem Blute seine freie Beweglichkeit in der Herzwand (durch Abschnüren) genommen werde. — Die hemmende Wirkung des Vagus (s. unten) wird demgemäss als eine Verminderung der Erregbarkeit in den Herz-, bes. den Sinus-Ganglien durch denselben gesucht.

Auch die von aussen her zum Herzen tretenden Nerven (des Plexus cardiacus), welche theils vom Vagus, theils vom Sympathicus herstammen, haben auf die Herzbewegungen Einfluss. Die im Vagus verlaufenden Fasern vermögen, wenn sie anhaltend (mechanisch, chemisch oder electrisch) gereizt werden, die Frequenz der Herzcontractionen herabzusetzen und bei starker Reizung Stillstand des ganzen Herzens in Diastole zu bewirken (Budge, Ed. Weber). Bei Säugethieren (und Menschen) besteht eine solche Reizung, vom Ursprung des Vagus in der Medulla oblongata ausgehend, während des ganzen Lebens; denn eine Durchschneidung der Vagi erhöht plötzlich die Herzfrequenz.

Die anhaltende Reizung des Vagus braucht nicht in der gewöhnlichen tetanischen Form zu geschehen, um die hemmende Wirkung auf das Herz auszuüben, sondern es genügt eine in mässig schnellem Rhythmus erfolgende Erregung (v. Bezold); man kann daher, wo eine automatische Erregung des Vaguscentrums in der Medulla oblongata stattfindet, diese sich „rhythmisch" statt „tonisch" vorstellen. — Während des durch Vagusreizung bewirkten Stillstandes löst jede directe Reizung des Herzens eine örtliche Contraction aus. — Der Vagus gehört in Bezug auf seine Wirkung auf das Herz zu den sog. „regulatorischen" oder „Hemmungsnerven" (s. darüber das 11. Capitel).

Ueber die Wirkung der sympathischen Fasern auf das Herz ist noch wenig Sicheres bekannt. Bei Säugethieren (Kaninchen) soll vermittels des Halstheils des Sympathicus tonisch eine beschleunigende Wirkung auf das Herz ausgeübt werden; Durchschneidung desselben verlangsamt in den meisten Fällen den Herzschlag, Reizung des unteren Endes beschleunigt ihn. In den Fällen wo diese Wirkungen ausblieben, war die Herzfrequenz schon vorher sehr hoch (v. Bezold). Ueber das Centrum jenes Tonus ist Nichts bekannt.

Die durchschnittliche Frequenz der Herzbewegungen ist im Foetus am grössten (184 in der Minute), sinkt bis zum 21. Jahre (72) und steigt wieder etwas im Alter (79 im 80. Jahre). — Der wirkliche Rhythmus der Herzbewegungen ist äussert schwankend; na-

mentlich wirken Gemüthszustände sehr entschieden darauf ein (möglicherweise durch Vermittlung der Nn. vagi). Von sonstigen Einflüssen sind die wichtigsten: Beschleunigende: erhöhte Temperatur der Umgebung, Muskelbewegungen, aufrechte Stellung (auch passiv ohne Muskelanstrengung), die Verdauung nach der Mahlzeit, der Genuss alkoholischer Getränke; — verlangsamende: Kälte, Ruhe, horizontale Lage, Fasten, kohlensäurereiche Getränke. Ausserdem ist der Herzrhythmus beim weiblichen Geschlecht und bei kleinen Personen schneller als bei Männern und langen Personen. Endlich giebt es eine gewisse Schwankung der Frequenz mit den Tageszeiten (unabhängig von Nahrung und Bewegung), welche indess noch nicht hinlänglich constatirt ist.

Sehr viele Arzneistoffe und Gifte modificiren die Frequenz, theils durch Einwirkung auf die Medulla oblongata (Vermittlung durch den Vagus), theils durch directe Wirkung auf das Herz (oder seine sympathischen Centralorgane).

Die Blutbewegung in den Gefässen.

Ursachen derselben.

Denkt man sich in dem von Blut erfüllten Gefässsystem jeden Bewegungsantrieb entfernt, so steht das Blut überall unter einem gleichmässigen Drucke, der etwas grösser ist, als er der blossen Schwere entsprechen würde, ein Beweis, dass das Gesammtvolum des Blutes grösser ist, als das natürliche Lumen des Gefässsystems (Brunner). Wird nun in einem solchen System plötzlich die Spannung an zwei Stellen ungleich gemacht, so muss sofort eine Strömung von der stärker zu der schwächer gespannten Stelle hin stattfinden. Diese Spannungsausgleichung geschieht um so schneller, die Stromgeschwindigkeit ist also um so grösser, je geringer die ihr entgegenwirkenden Widerstände. Während des Ausgleichungsvorgangs muss daher in jedem Augenblick der noch bestehende Rest von Spannungsunterschied um so grösser sein, je grösser der Widerstand. Ausserdem ist leicht einzusehen, dass bei sonst gleichen Verhältnissen die Stromgeschwindigkeiten mit den Spannungsunterschieden zunehmen.

Folgende Kräfte verändern nun das Spannungsgleichgewicht des Systems und bewirken dadurch den Blutkreislauf:

1. Die Herzbewegung. Die erste Systole (das System vorher in Ruhe gedacht) presst eine bestimmte, kurz vorher dem Venensystem entnommene, Quantität Blut (den Inhalt des linken

Ventrikels, s. unten) in das elastische Arteriensystem, erhöht also die Spannung in demselben. Die erhöhte Spannung müsste sich sofort durch die Capillaren hindurch mit der verringerten im Venensystem ausgleichen, wenn nicht das Blut in der Reibung an den Wänden*) der feinen Gefässzweige und besonders der Capillaren einen bedeutenden Widerstand fände; dieser verzögert den Durchgang durch die Capillaren so sehr, dass die nächste Systole noch vor der vollendeten Ausgleichung erfolgt, also eine erhöhte Spannung im Arteriensystem vorfindet. Bei jeder folgenden Systole wiederholen sich dieselben Umstände; die Ueberfüllung des Arteriensystems, und somit die Spannung des Blutes in demselben durch die Ausdehnung der elastischen Arterienwände, wird also immer grösser. Der zunehmende Spannungsunterschied muss aber das Blut zugleich immer geschwinder durch die Capillaren treiben und er wird endlich so gross werden, dass er in dem Zeitraum zwischen zwei Systolen gerade so viel Blut durch die Capillaren presst, als jede Systole in das Arteriensystem ergiesst. Jetzt kann unter gleichbleibenden Umständen keine weitere Spannungserhöhung stattfinden; der nunmehr bestehende Spannungsunterschied zwischen Arterien- und Venensystem ist ein **bleibender**; er bewirkt einen **continuirlichen** Strom durch die Capillaren, der genau so viel Blut hindurchtreibt, als das Herz **rhythmisch** in die Arterien entleert. Die rhythmische Uebertragung aus dem Venen- in das Arteriensystem ist also umgesetzt in eine continuirliche Strömung aus dem Arterien- in das Venensystem durch die Capillaren.

Der Inhalt des linken Ventrikels, also die Blutmenge, welche eine Systole überpumpt, hat man auf verschiedenen Wegen zu 150—190 grm. bestimmt. Die Methoden sind hauptsächlich folgende: 1. (Legallois, Colin) Man misst direct den Ventrikelinhalt, indem man den Ventrikel vor der Todtenstarre mit einer Flüssigkeit von bekanntem spec. Gewicht füllt und vorher sowie nachher wägt; es ist unmöglich hier die normale Spannung des Herzens nachzuahmen, daher die

172 C.C.

---

*) Genauer ausgedrückt, ist der Widerstand einer durch ein Rohr strömenden Flüssigkeit, vorausgesetzt dass sie, wie Wasser oder Blut, der Wand adhärirt (sie benetzt), nicht in der Reibung an den Wänden, sondern in der sog. „inneren Reibung" zu suchen. Die äusserste Wandschicht einer solchen Flüssigkeit steht nämlich vollkommen still. Denkt man sich nun die ganze Masse in unendlich viele sehr dünne concentrische Schichten zerlegt, so wird die der unbeweglichen Schicht zunächst liegende sich an dieser verschieben müssen, u. s. f. jede folgende an der nächst äusseren. Jeder solchen Verschiebung wirkt in der Reibung („innere Reibung") ein Widerstand entgegen, der einen Theil der bewegenden Kraft aufzehrt, d. h. in Wärme verwandelt; jede Schicht wird daher in ihrem Laufe verzögert und zwar müssen natürlich die äusseren Schichten stets mehr verzögert werden, als die inneren, die axiale am wenigsten; in der Axe ist also die Geschwindigkeit am grössten. Ebenso muss in engeren Röhren die Verzögerung der Axenschicht grösser sein als in weiteren.

Resultate unbrauchbar. — 2. (VOLKMANN) Man berechnet aus der Geschwindigkeit des Blutstroms in der Aorta und aus dem Querschnitt derselben, eine wie grosse Blutsäule das Herz in der Zeiteinheit um ihre eigne Länge vorschiebt, also wieviel es selbst in der Zeiteinheit entleert; mit Zuhülfenahme der Pulsfrequenz findet man so die durch jede Systole entleerte Menge zu etwa $^1/_{400}$ des Körpergewichts, also bei 75 kgrm. Körp.-Gew. = 187,5 grm. — 3. (VIERORDT) Kennt man die Geschwindigkeit in irgend einem Gesammtquerschnitt des Arteriensystems, ferner die Grösse desselben und endlich die Grösse des Ostium arteriosum sinistrum, so kann man die mittlere Geschwindigkeit in diesem, also auch die in der Zeiteinheit vom linken Ventrikel entleerte Blutmenge einfach berechnen, da die Geschwindigkeiten zweier Querschnitte sich umgekehrt wie deren Flächeninhalt verhalten (s. unten). — Die Blutmenge, welche die Systole des rechten Ventrikels in das Lungenarteriensystem eintreibt, muss genau der des linken gleich sein, weil durch jeden Querschnitt des Gefässsystems in derselben Zeit gleich viel Blut strömt und beide Herzhälften sich gleich häufig contrahiren.

Um wie viel die Spannung (der Blutdruck) im Arteriensystem höher ist als im Venensystem, ergiebt sich am einfachsten aus der prallen Füllung der Arterien und der Schlaffheit der Venen, ferner aus der Höhe des Blutstrahls, der aus geöffneten Gefässen hervorspritzt: an den Venen erreicht dieser selten eine nennenswerthe Höhe, Arterien dagegen spritzen bis zur Höhe von mehreren Fussen.

Absolute Blutdruckbestimmungen lassen sich dadurch ausführen, dass man das Gefäss seitlich mit einem Manometer in Verbindung setzt; man kann das Blut selbst als Manometerflüssigkeit benutzen, indem man es in eine verticale Röhre steigen lässt und die Höhe der Säule misst (HALES); bei weitem vortheilhafter aber benutzt man das gewöhnliche Quecksilbermanometer, hier „Hämatodynamometer" genannt (POISEUILLE). A priori ergiebt sich, dass der Blutdruck an einer und derselben Stelle des Arteriensystems (abgesehen von den sogleich zu erwähnenden Schwankungen durch die Pulswelle, also der mittlere Blutdruck einer Arterienstelle) wachsen muss: 1. mit der Füllung des Gefässsystems überhaupt, also mit der Blutmenge, 2. mit der Frequenz und Stärke der Herzcontractionen, denn je häufiger und je grössere Blutmengen das Herz aus den Venen in die Arterien überpumpt, um so grösser muss, wie die obige Betrachtung zeigt, der constante Spannungsunterschied im Arterien- und Venensystem werden. — Die Spannung muss ferner in verschiedenen Theilen des Arteriensystems selbst ungleiche Höhe haben. Da jeder Widerstand die Ausgleichung des Spannungsunterschiedes verzögert (p. 54), so hat der Widerstand, den jedes Arterienstück durch die Reibung an seinen Wänden

bietet, einen ähnlichen Einfluss auf die Spannungen in den einzelnen Theilen des Arteriensystems, wie der Widerstand der Capillaren auf die Spannung im Arterien- und Venensystem. Stromaufwärts von jedem Widerstande muss die Spannung constant grösser sein, als stromabwärts. Hieraus ergiebt sich, dass der Blutdruck im Arteriensystem vom linken Ventrikel nach den Capillaren zu im Allgemeinen beständig kleiner wird, dass die Verkleinerungen am schnellsten eintreten, wo die grössten Widerstände sind, also bei Verengerungen und da wo Aeste, namentlich unter grossen Winkeln, vom Stamme abgehen, und dass demnach in den Hauptarterienstämmen wegen ihrer Weite und geringen Verästelung der Druck nahezu dem des Bulbus aortae gleich bleibt, während er in den feineren und feinsten Arterien sehr schnell abnimmt. — Endlich muss wegen des geringeren Widerstandes der Lungencapillaren im Vergleich zu den Körpercapillaren, auch der Spannungsunterschied zwischen Lungenarterien und Lungenvenen geringer, der Druck in den Lungenarterien also niedriger sein, als in den Körperarterien, da die rhythmisch übergepumpten Blutmengen hier und dort gleich sind. — In der menschl. Aorta schätzt man den Blutdruck auf 250^{mm} Hg, in der Brachialis wurde er zu 110—120 ^{mm} direct bestimmt (Faivre). In der Art. pulmonalis soll er etwa $^1/_3$ so hoch sein als in den grösseren Körperarterien (Beutner).

Dem entsprechend sind auch die Arbeiten (d. h. die Producte aus den bewegten Massen in die Hubhöhen, hier Druckhöhen) des rechten Ventrikels (3mal) kleiner, und deshalb seine Muskelschicht dünner, als die des linken. Die Arbeit einer Systole des letzteren berechnet sich, wenn man die entleerte Blutmenge (p. 55) auf 175 grm. und den Aortendruck auf 250^{mm} Hg = 3^{mtr} Blut veranschlagt, zu 0,525 Kilogrammmeter, also die 24stündige Arbeit (75 Systolen in der Minute) zu 56700 Kgrmtr., (wovon indess ein kleiner Theil auf den Vorhof kommt; denn die Entleerung des Ventrikels geschieht zum Theil durch elastische Kräfte, weil er während seiner Diastole durch den Vorhof über sein natürliches Volum ausgedehnt wird, s. p. 49). Diese ganze Arbeit wird, wie bereits erwähnt, durch die Reibung in den Gefässen in Wärme verwandelt.

Der continuirliche Blutstrom durch die Capillaren setzt eine annähernd constante Spannung der unmittelbar in sie führenden Arterienenden voraus; in diesen also wird sich eine den Systolen entsprechende Druckerhöhung kaum noch geltend machen. Verfolgt man aber das Arteriensystem rückwärts bis zum Herzen, so findet man an jeder Stelle eine regelmässige Druckschwankung, nämlich eine der Systole entsprechende Druckerhöhung und eine der Diastole entsprechende Verminderung. Diese Druckschwankung,

welche sich leicht an jedem Arterienstück nachweisen lässt (s. unten), ist um so beträchtlicher, je näher dem Herzen, am stärksten also im Anfangsstück der Aorta (und Art. pulmonalis), am schwächsten, meist unmerklich, in den feinsten Arterienenden; man nennt sie den Puls. Sie tritt nicht im ganzen Arteriensystem gleichzeitig in demselben Sinne auf, sondern jede Phase derselben (z. B. das Maximum) zeigt sich an den vom Herzen entfernteren Arterienstellen später als an den näheren, d. h. die Druckschwankung läuft in Form einer Welle vom Herzen nach den Capillaren durch die Arterien ab, wobei sie zugleich fortwährend an Intensität abnimmt. Die durch die Systole in den Anfang des Arteriensystems eingepresste Blutmenge muss nämlich zuerst in diesem allein die Spannung erhöhen; im nächsten Augenblick aber sucht das über sein diastolisches Volum ausgedehnte Arterienstück durch seine Elasticität sich des Ueberschusses zu entledigen; rückwärts ist dem Blute der Weg durch die sich schliessenden Semilunarklappen versperrt; der Ueberschuss wird also vorwärts gedrängt, und wie in jedem elastischen Rohr, muss die ausgedehnte Stelle als Wellenberg schnell nach den Capillaren hin vorrücken. Wäre nun das Arteriensystem blind geschlossen, so müsste offenbar der Wellenberg in unveränderter Grösse bis zum Ende laufen und hier reflectirt wieder zurückkehren. Da aber durch den continuirlichen Abfluss in die Capillaren der systolische Ueberschuss im Arteriensystem fortwährend abnimmt und bis zur nächsten Systole nach der obigen Darstellung ganz verschwunden sein muss, so wird auch der Wellenberg während seines Ablaufes immer kleiner und am Ende seines Weges = 0. — In gewissen Fällen geht jedoch die Pulswelle in die Capillaren und durch diese selbst in die Venen über, d. h. mit andern Worten: in gewissen Fällen ist das oben gegebene Schema nicht vollkommen verwirklicht, der Strom durch die Capillaren geschieht nicht mehr continuirlich, sondern es macht sich auch hier noch der Herzrhythmus geltend; — dies tritt ein, wenn durch plötzliche Erweiterung einer Arterie deren Widerstand abnimmt, so dass das bisherige Gleichgewicht zwischen den Widerständen und dem Spannungsunterschied des Arterien- und Venensystems local gestört wird, z. B. nach Durchschneidung eines arterienverengenden Nerven (Bernard).

Die Geschwindigkeit der Fortpflanzung der Pulswelle (wohl zu unterscheiden von der später zu betrachtenden Geschwindigkeit des Blutstroms) lässt sich mit der Uhr messen, indem man die

Durchtrittszeit des Wellenberges in einer entfernten Arterienstelle mit der Zeit der Systole oder mit der Zeit des Pulses in einer dem Herzen nahen Arterienstelle vergleicht. Sie beträgt im Mittel 34,5 Fuss in der Secunde (E. H. WEBER).

Die Erhöhung des Blutdrucks und die (sicht- und fühlbare) Erweiterung des Lumens, welche in jedem Arterienstücke während des Durchgangs des Pulswellenberges erfolgt, benutzt man beide, um den Puls genauer zu beobachten. Die erstere bewirkt in dem seitlich mit der Arterie verbundenen Manometer (p. 56) regelmässige Schwankungen des Quecksilbers. Um diese anschaulich darzustellen, setzt man auf das Quecksilber im offenen Schenkel einen Schwimmer und lässt diesen mittels eines Pinsels auf einer gleichmässig (durch ein Uhrwerk) um eine verticale Axe rotirenden Trommel zeichnen (LUDWIG's Kymographion). Die auf und niedergehenden Bewegungen des Quecksilbers zeichnen hier wellenförmige Curven. Diese geben aber über den zeitlichen Verlauf der Druckschwankung keinen Aufschluss, weil das Quecksilber vermöge seiner Trägheit sehr bald in Eigenschwingungen geräth, welche mit den Druckschwankungen zwar gleiche Dauer, aber nicht gleichen Verlauf haben. Um den Verlauf der Druckschwankung zu ermitteln, benutzt man die Erweiterung der Arterie; hierzu dienen die auch beim Menschen anwendbaren Sphygmographen: man setzt auf die Arterie ein Plättchen, welches ihren Erweiterungen und Verengerungen folgend einen Fühlhebel bewegt; auch diesen lässt man auf einer rotirenden Trommel (VIERORDT), oder auf einer vorüberziehenden Scheibe (MAREY) schreiben. Das MAREY'sche Instrument giebt die genauesten Resultate, weil bei ihm die Eigenschwingungen des Hebels durch möglichste Verminderung seiner Masse und möglichste Erhöhung der Widerstände (durch Federn, die der Bewegung entgegen wirken) verhindert sind.

An der Theilungsstelle der Aorta wird ein Theil der Pulswelle reflectirt, so dass an den Arterien des Oberkörpers der Puls im normalen Zustande doppelschlägig (dicrotisch) ist. Der zweite Puls ist jedoch nur mit feinen Mitteln, z. B. mit MAREY's Sphygmograph, als ein kleiner, auf den absteigenden Theil der Pulswelle aufgesetzter Wellenberg nachzuweisen.

Ueber die respiratorischen Druckschwankungen in den Arterien s. unten.

Der Blutdruck in den Capillaren lässt sich nicht messen, wohl aber kann man seine Veränderungen aus der Weite derselben, sowie aus dem Maasse der Filtration (Cap. IV.) beurtheilen. Nach dem obigen Schema müsste er der Zeit nach constant sein, abgesehen von dem eben erwähnten Falle, wo die Pulswellen sich durch die Capillaren fortpflanzen. Jede Verminderung des Widerstandes in den zuführenden und jede Vermehrung in den abführenden Gefässen muss ihn ferner steigern. Ausserdem steigt und fällt er mit dem allgemeinen Blutdruck.

In den Venen ist der (manometrisch bestimmbare) Blutdruck äusserst schwankend, in den grossen Venenstämmen negativ, und nach der Peripherie hin zunehmend. Ebenso wie die rhythmischen

Blutinjectionen in die Arterien hier jedesmal eine Bergwelle hervorbringen, müssten die dem Venensystem rhythmisch entnommenen Blutmengen in diesem jedesmal eine nach den Capillaren verlaufende Thalwelle verursachen, wenn dies nicht durch die Vorhöfe verhindert würde (p. 50). Ueber die respiratorischen Druckschwankungen s. unten.

2. Die Aspiration des Thorax (vgl. Cap. III.). Das Herz und die grossen Gefässstämme stehen durch die Elasticität der über ihr natürliches Volum ausgedehnten Lungen unter negativem Druck, ihre Wände werden auseinandergezogen; sie sind somit stärker mit Blut gefüllt, als sie es unter andern Umständen sein würden. Namentlich betrifft dies die nachgiebigeren Theile, also die Venenstämme und die Vorkammern (p. 49). Die Aspiration des Thorax bewirkt somit, wie bereits beim Herzen erwähnt, dass die Blutmenge, welche den in's Herz mündenden Venenstämmen entnommen wird, sich durch Einströmen neuen Blutes aus den ausserhalb des Thorax gelegenen Venen sofort wieder ersetzt. — Jede Inspiration vergrössert ferner durch noch stärkere Ausdehnung der elastischen Lungen jenen negativen Druck und übt daher auf die gesammte Blutmasse eine Aspiration in der Richtung gegen den Thorax aus; aber auch diese Aspiration muss vorzugsweise im Venensystem sich geltend machen. In den Arterien bewirkt sie nur eine geringe Abnahme der Spannung; das Venenblut dagegen treibt sie kräftig dem Herzen zu. — Die gewöhnliche Exspiration hebt nur die inspiratorische Erhöhung des negativen Drucks wieder auf; dagegen muss eine durch Muskelkräfte bewirkte, kräftige Exspiration, namentlich wenn etwa durch die geschlossene Stimmritze (wie beim Husten) dem Ausströmen der Luft ein Hinderniss gesetzt ist, den negativen Druck im Thorax in einen positiven umwandeln, also Herz und Gefässe (namentlich die Venen) comprimiren, und so in den Venen eine bedeutende Stauung, in den Arterien eine weniger bedeutende Druckerhöhung zur Folge haben.

Dem entsprechend saugt das centrale Ende einer durchschnittenen Vene bei der Inspiration Luft ein; umgekehrt schwellen die Venen bei kräftiger Exspiration, namentlich aber beim Husten, bedeutend an. Schliesst man nach einer tiefen Inspiration die Stimmritze, und macht nun eine kräftige Exspirationsanstrengung, so wird der positive Druck im Thorax so stark, dass die Venen-

stämme fast verschlossen werden, immer weniger Blut in das Herz einströmt, und zuletzt der Kreislauf ganz unterbrochen wird (Ed. Weber). — Die Wirkung der Thoraxverhältnisse auf die Arterien zeigt sich ebenfalls in einer regelmässigen Schwankung des Blutdrucks (Erhöhung bei der Exspiration, Verminderung bei der Inspiration), welche aber nicht den Herz-, sondern den Athembewegungen isochron und daher etwa 4 mal langsamer als der Puls ist.

Deswegen erscheinen die Pulswellen der Kymographioncurve auf ein zweites (Respirations-) Wellensystem aufgesetzt. Hindert man durch eine eingeschaltete enge Röhre (Setschenow) die Pulswellen, sich in das Manometer fortzupflanzen, so erhält man die Respirationswellen rein für sich.

3. Vorübergehende Compression der Venen durch anliegende Muskeln. Jede solche Compression eines Venenstücks muss dessen Inhalt in der Richtung gegen das Herz auspressen, da ihm der Weg in entgegengesetzterRichtung durch die sich schliessenden Klappen der Vene versperrt wird.

Die Blutbewegung in den Venen verhält sich demnach folgendermassen: Wenn das Blut das Capillarsystem durchströmt hat, so ist seine Geschwindigkeit nach dem obigen Schema nahezu $= 0$, weil die Spannung im Arteriensystem nur hinreicht um die erforderlichen Blutmengen (z. B. 175 grm. in $^1/_{75}$ Minute) durch den Widerstand der Capillaren hindurchzutreiben. Die Herzkraft, welche durch den Widerstand völlig aufgezehrt (in Wärme verwandelt) ist, wirkt also auf das Venenblut nicht mehr ein.*) Es wirken hingegen folgende Kräfte: 1. die Schwere; diese kann im Sinne des Kreislaufs treibend nur auf absteigende Venen (z. B. die des Kopfes bei aufrechter Körperstellung) wirken, hemmend dagegen wirkt sie auf aufwärts gerichtete: die Venen des Fusses müssten z. B. unter dem Drucke ihrer hohen Blutsäule so enorm ausgedehnt und gespannt, und der hierdurch gegebene Widerstand so gross sein, dass die ganze Blutbewegung in der unteren Extremität völlig stillstehen würde. Daher sind die übrigen Momente für den Venenblutlauf äusserst wichtig, nämlich: 2. die Aspiration des Thorax, und 3. die Muskelbewegungen des Körpers. — Jedenfalls ergiebt sich aus Allem, dass der Venenblutlauf sehr unregelmässig vor sich geht.

Die Blutbewegung in den Capillaren, die man an durchsichtigen Theilen (z. B. in der Schwimmhaut und im Mesenterium des Frosches) unter dem Microscop beobachten kann, ändert in den Zweigchen des feinen Netzwerks häufig ihre Richtung. Man hat hier Gelegenheit, die (p. 55 Anm.) erwähnte ungleiche Ge-

*) Dies gilt indess nicht in aller Strenge; die wirklichen Verhältnisse sind complicirter, als die hier gegebene (Weber'sche) schematische Darstellung, so dass die Spannung in den Arterien häufig local jenes Maass überschreitet und das Blut mit noch merklicher Geschwindigkeit in die Venen gelangt, häufig unter so hohem Druck, dass die angeschnittenen Venen spritzen. Daher findet man gewöhnlich unter den Kräften, welche den Venenblutlauf bewirken, noch einen „Rest der vom Arteriensystem her wirkenden Triebkraft" („Vis a tergo", „Beharrungsvermögen", etc.) angeführt.

schwindigkeit der verschiedenen Blutschichten an den dahintreibenden Blutkörperchen direct zu beobachten. Die in der Axe befindlichen haben die grösste, die wandständigen, unter welchen sich daher auch stets die schwereren farblosen Blutkörperchen finden, eine sehr viel geringere Geschwindigkeit. In den feinsten Capillaren, durch welche nur eine einfache Reihe von rothen Blutkörperchen sich hindurchzwängen kann, sieht man diese vielfach ihre Gestalt den Verhältnissen accommodiren; sie ziehen sich in die Länge, biegen und knicken sich an den Theilungsstellen und nehmen dann wieder ihre natürliche Form an.

Geschwindigkeit der Blutbewegung.

Bei einer jeden Flüssigkeitsbewegung durch ein Röhrensystem muss in bestimmten Zeitabschnitten durch jeden Gesammtquerschnitt des Systems dieselbe Flüssigkeitsmenge strömen. Solange diese Bedingung irgend eines Hindernisses wegen nicht erfüllt ist, müssen, wenn das System dehnbar ist, vor dem Widerstande die Querschnitte sich entsprechend erweitern, also eine Stauung eintreten. So bewirkt z. B. (p. 55) der Widerstand der Capillaren die constante Stauung (Querschnittsvergrösserung) im Arteriensystem. Sobald also der Kreislauf in ungestörtem Gange ist, muss auch durch jeden Gesammtquerschnitt des Gefässsystems in der Zeiteinheit dieselbe Menge Blut strömen. Hieraus folgt weiter, dass die Stromgeschwindigkeit in den verschiedenen Gesammtquerschnitten den Querschnittsgrössen umgekehrt proportional ist; sie ist also am grössten im Anfang der Aorta und der Art. pulmonalis, am geringsten (etwa 400 mal kleiner als in der Aorta) in den Capillaren (vgl. p. 47). Ebenso verhalten sich die Geschwindigkeiten in den Totalquerschnitten eines einzelnen verzweigten oder unverzweigten Gefässabschnitts; in einem überall gleichweiten und unverzweigten Gefässstück herrscht also überall gleiche Geschwindigkeit.

Welche Blutmasse aber in der Zeiteinheit durch jeden Querschnitt des Gefässsystems strömt, hängt natürlich ab von der Anzahl und Stärke der Herzbewegungen. Ist n die Anzahl der Systolen in der Zeiteinheit, a die Blutmenge eines Ventrikels (p. 55), so ist die durch jeden Querschnitt in der Zeiteinheit strömende Blutmasse $m = n \cdot a$, d. h. beim Menschen etwa 218 grm. in der Secunde.

Wie sich diese Geschwindigkeit auf die einzelnen Gefässe, welche zu einem Gesammtquerschnitte des Systems gehören, vertheilt, muss offenbar hauptsächlich von den in ihnen vorhandenen Widerständen abhängen, und die Geschwindigkeit in den wider-

standreicheren, also in engeren, gekrümmteren, unter grösserem Winkel abgezweigten, geringer sein. Dass die Geschwindigkeiten ferner in verschiedenen Schichten eines Gefässes sehr verschieden sind, ist p. 55 Anm. erörtert.

Regelmässige Schwankungen der Geschwindigkeit, der Zeit nach, existiren nur, soweit das Schema der continuirlichen Strömung nicht völlig verwirklicht ist, also in den Arterien durch die Pulswelle, und ebenso in den Capillaren und Venen, wenn ausnahmsweise auch in sie die Pulswelle übergeht (p. 58). Dass der Durchtritt der Pulswelle an jeder Arterienstelle momentan eine Beschleunigung herbeiführen muss, ergiebt sich aus dem p. 54 Gesagten; denn der Wellenberg erhöht local an einer Stelle die Spannung, während sie in der folgenden Strecke noch die diastolische Höhe hat; die Geschwindigkeit wächst aber mit der Grösse des Spannungsunterschiedes. — In den Capillaren und Venen müsste die Geschwindigkeit, abgesehen vom Eindringen des Pulses, der Zeit nach constant sein, wenn nicht namentlich in den letzteren viele Einflüsse grosse Unregelmässigkeiten herbeiführten. Häufig wird in einem Venenstück der Blutstrom ganz unterbrochen (p. 61), was aber ohne Schaden geschehen kann, weil die meisten Capillargebiete durch mehrere gleichlaufende Venen Abfluss haben, so dass, wenn in einer derselben der Strom verzögert oder unterbrochen ist, das Blut in den anderen um so geschwinder abfliesst.

Zur Messung der Strömungs-Geschwindigkeit in den Arterien dienen folgende Methoden: 1. Volkmann's Hämodromometer ist ein mit Wasser gefülltes Glasrohr von bekannter Länge, das man beliebig in den Strom der Arterie einschalten kann; man misst mit der Uhr die Zeit, die das eindringende Blut gebraucht um das Rohr zu durchlaufen. also alles Wasser hinauszudrängen. 2. Das Tachometer (von Vierordt angewandt) ist ein in die Arterie eingeschaltetes Kästchen, das ein leichtes Pendelchen mit einem aussen vor einem Quadranten sich bewegenden Zeiger enthält; die Ausschläge stehen in einer vorher zu ermittelnden Beziehung zu den Geschwindigkeiten der das Pendel ablenkenden Ströme. (Einen ähnlichen, einfacheren, aber weniger zuverlässigen Apparat hat Chauveau angegeben). 3. Die Bestimmung der aus einer geöffneten Arterie in der Zeiteinheit ausfliessenden Blutmenge, während man die Spannung durch Regulirung der Oeffnungsgrösse unverändert erhält (Vierordt). — Beim Menschen existiren natürlich solche Bestimmungen nicht. (In der Carotis von Hunden schwankt die Geschwindigkeit zwischen 200 und 300^{mm} in der Sec.) — Die Geschwindigkeit in den Capillaren bestimmt man bei Thieren durch directe microscopische Messung des Weges, den ein Blutkörperchen in einer gegebenen Zeit durchläuft (E. H. Weber); beim Menschen durch Selbstbeobachtung an den entoptisch sichtbaren Bewegungen der Blutkörperchen in den Netzhautgefässen (Ludwig): auf letztere Art fand sie Vierordt an sich selbst = 0,6—0,9^{mm} in d. Sec. (vgl.

Cap. XII.) — Die Geschwindigkeit in den Venen ist zu unregelmässig um eine Messung zu gestatten.

Um die Zeit zu messen, in welcher ein Bluttheilchen einen bestimmten Weg im Gefässsystem oder auch die ganze Kreisbahn durchläuft, injicirt man ein leicht nachweisbares Salz (Ferrocyankalium) in ein Gefäss, und bestimmt die Zeit, nach welcher es in den an einer anderen Stelle in kurzen Intervallen entnommenen Blutproben (durch Eisenchlorid) nachzuweisen ist (Hering); man weiss indessen hier nicht, welchen der vielen offenstehenden Wege die Salzlösung eingeschlagen hat; in den meisten Fällen wird zu erwarten sein, dass die zuerst nachweisbaren Spuren der Salzlösung auf dem kürzesten Wege an den Ort der Prüfung gelangt sind.

Vertheilung des Blutes im Körper.

Die Blutmenge, welche ein Körpertheil in der Zeiteinheit erhält, hängt ab: 1. von der Zahl und der Weite der zuführenden Arterien, 2. von der Stromgeschwindigkeit in denselben. Letztere ist nach obigem von vielen Umständen abhängig, besonders von der grösseren oder geringeren Entfernung vom Herzen, von der Anzahl und dem Winkel der passirten Verzweigungsstellen, u. s. w.

Die Weite der Arterien variirt, abgesehen von der elastischen Ausdehnung, noch mit dem Contractionszustande der in ihrer Wand enthaltenen glatten Muskelfasern; dieser wird wiederum von mannigfachen Umständen beeinflusst; so wird er durch Kälte direct verstärkt, durch Wärme vermindert; besonders aber ist er von dem Erregungszustande der die Gefässmuskeln beherrschenden „vasomotorischen“ Nerven abhängig. Für die meisten derselben ist ein continuirlicher „tonischer“ Erregungszustand nachgewiesen, so dass die Durchschneidung Erschlaffung der Gefässmuskeln, Erweiterung der Arterie, verstärkten Blutzufluss in dem betr. Organe und in Folge dessen Röthe, erhöhte Temperatur und vermehrte Ausschwitzung aus den Capillaren zur Folge hat. Die Strömung kann so stark zunehmen, dass das Blut hellroth in die Venen dringt, und sogar die Pulswellen sich bis in die Venen fortpflanzen (Bernard; vgl. p. 58). Die Reizung des peripherischen Endes des Gefässnerven muss umgekehrt die Arterie verengern und den Blutzufluss bis zur völligen Unterdrückung herabsetzen, wobei der betr. Körpertheil blass, kühl und ärmer an filtrirten Blutbestandtheilen (Parenchymsaft, Secret; s. Cap. IV.) werden muss.

Die bekannteste Thatsache, die das Einwirken der Nerven auf die locale Blutbewegung zeigt, ist die Schaamröthe. — Die vasomotorischen Nerven verlaufen

theils in spinalen, theils in sympathischen Bahnen, z. B. für die Kopfhaut, die Conjunctiva, die Speicheldrüsen im Halsstrang des Sympathicus (BERNARD), für die unteren Extremitäten in den vorderen Wurzeln der Rückenmarksnerven (PFLÜGER), denen sie sich aber erst mit den Rr. communicantes des Sympathicus beimischen (BERNARD). Ueber die Centralorgane der vasomotorischen Nerven lässt sich noch nichts allgemein Gültiges angeben; das hierüber Bekannte wird in der Nervenphysiologie angeführt werden. — Auch das Dasein gefässerweiternder Nerven wird behauptet (BERNARD, SCHIFF), ob mit Recht, ist noch nicht entschieden; ihre Wirkung ist jedenfalls noch unverständlich.

Bei vielen Wirbelthieren, namentlich bei Fischen, finden sich im Verlaufe des Gefässsystems accessorische Herzen (Verdickungen der Gefässmusculatur mit rhythmischer Contraction) sowohl im Arterien- (Bulbus aortae, Art. axillaris u. s. w.) als im Venensystem (Caudalherz des Aals). Ohne anatomisch nachweisbare Verdickung nimmt man an den gewöhnlichen Gefässmuskeln langsame rhythmische Pulsationen (unabhängig vom Herzrhythmus) wahr: an den Ohrarterien des Kaninchens und an den Flughautvenen der Fledermaus. Ihre Bedeutung ist noch nicht erklärt.

DRITTES CAPITEL.

Gasförmige Einnahmen und Ausgaben des Blutes. Athmung.

Unter Athmung (Respiration) versteht man denjenigen Theil des Stoffwechsels, bei welchem gasartige Stoffe betheiligt sind, also im Wesentlichen die Zufuhr des Sauerstoffs zu den Körperbestandtheilen und die Entfernung der gasigen Oxydationsproducte, bes. der Kohlensäure. Die Vermittlung dieser Processe geschieht, wie überhaupt die Vermittlung des Stoffverkehrs mit der Aussenwelt, durch das Blut, so dass dieses einerseits mit dem umgebenden Medium, in welchem die Thiere leben, (atmosphärische Luft oder Wasser) in Verkehr tritt, um ihm Sauerstoff zu entnehmen und Kohlensäure zu übergeben („äussere Athmung"), — andrerseits mit den Körpergeweben, um ihnen Sauerstoff zu übergeben und Kohlensäure zu entziehen („innere Athmung"). Die äussere Athmung, auch kurzweg Athmung genannt, geschieht überall, wo das Blut mit dem Athmungsmedium in hinreichend nahe Berührung kommt, um den Gasverkehr zu ermöglichen, der Hauptsache nach aber in den speciell dazu bestimmten „Athmungsorganen".

Die atmosphärische Luft ist eine Mischung von etwa $^1/_5$ (0,208) Vol. Sauerstoff und $^4/_5$ (0,792) Vol. Stickstoff, einer sehr geringen, schwankenden Menge (0,0003—0,0005 Vol.) Kohlensäure, und einer ebenfalls schwankenden Menge Wasserdampf (deren Maximum von der Temperatur abhängt). Diese Mischung steht unter einem Druck von etwa 760^{mm} Hg. — Das zur Athmung vieler Organismen

dienende Wasser enthält ausser etwas Stickstoff und Kohlensäure bei 15° C. und 760mm Barometerstand höchstens 1/12 (0,084) seines Volums an Sauerstoff in Lösung. Die in Wasser lebenden Thiere haben dem entsprechend ein verhältnissmässig geringes Sauerstoffbedürfniss.

I. DIE BESONDEREN ATHMUNGSORGANE.

Bei den niedersten Organismen mit sehr geringer Körpermasse genügt die blosse Umspülung der Oberfläche durch das Respirationsmedium (Wasser), um den Gasverkehr durch Diffusion zu unterhalten. Bei entwickelteren Thieren von grösserer Masse muss eine grössere Oberfläche für den Verkehr zwischen den Säften und dem Medium geschaffen werden. Bei den Thieren mit unentwickeltem oder fehlendem Blutgefässsystem muss das Respirationsmedium in den Körper eingeführt und darin verbreitet werden, um gleichsam überall die Säfte aufzusuchen; bei entwickeltem Blutgefässsystem dagegen kann die Blutmasse in ein Organ mit grosser Oberfläche geleitet werden, wo sie das Respirationsmedium antrifft und auf grossen Flächen mit ihm in Diffusionsverkehr treten kann. Ersteres geschieht durch verzweigte Röhrensysteme, welche den ganzen Körper durchziehen, nämlich die Wassergefässsysteme der Strahlthiere und Würmer, und die Luftröhren- oder Tracheensysteme der Arthropoden; — letzteres bei Wasserathmung durch eine vom Wasser umspülte Ausstülpung der Körperoberfläche, die Kiemen der Mollusken, Krebse, Fische und Batrachierlarven, — bei Luftathmung durch ein Einstülpungs-System, die Lungen der Amphibien, Vögel, Säugethiere und des Menschen. Als ein besonderes Athmungsmedium für den Foetus der Säugethiere und des Menschen ist endlich noch das sauerstoffhaltige mütterliche Blut zu betrachten. Das Begegnen des Blutes mit dem Athmungsmedium, d. h. beider Blutarten, geschieht bekanntlich in der Placenta (foetalis und uterina), in welcher durch Capillarwände der Gasverkehr vermittelt wird.

Die menschlichen Athmungsorgane, die Lungen, sind zwei elastische Säcke, die ein verzweigtes Röhrensystem mit endständigen Bläschen (Alveolen) enthalten; die Oberfläche jeder Alveole ist noch dadurch vergrössert, dass ihre Wände durch hervorspringende Leistchen vielfach ausgebuchtet sind. Der Hohlraum der Lunge communicirt durch die Luftröhre, Kehlkopf, Rachen und Nasen- oder Mundhöhle mit der äusseren Luft. Die sich selbst überlassenen Lungen enthalten keine Luft; sie sind „atelectatisch“ wie die Lunge des Foetus vor der ersten Athmung, d. h. die Wände ihrer Röhren und Alveolen werden durch ihre Elasticität aneinandergedrückt. Im Körper sind aber die Lungen in einen starren Behälter von grossem Volumen (den Thorax) so eingefügt, dass zwischen ihrer äusseren Oberfläche und der inneren des Behälters (genauer: zwischen dem Pleuraüberzug der Lungen und dem des Thorax) keine Luft sich befindet und auch keine hineindringen kann. Der Druck der

in die Lungen eindringenden atmosphärischen Luft muss sie daher, ihrer Elasticität zuwider, über ihr natürliches Volum entfalten, so dass sie dem Thorax überall unmittelbar anliegen, sie sind deshalb während des Lebens stets mit Luft gefüllt. Sowie indess durch eine Oeffnung Luft in den Raum zwischen Lungen und Thoraxwand eindringen kann, fallen die Lungen durch ihre Elasticität zu ihrem natürlichen (atelectatischen) Volum zusammen.

Aus diesen Verhältnissen ergeben sich nothwendig zwei Folgen: 1. Alle nachgiebigen Theile der Thoraxwand also die Weichtheile der Intercostalräume und das Zwerchfell, werden durch die elastischen Kräfte der Lungen nach innen in den Thorax hineingewölbt; denn von aussen wirkt auf sie der Luftdruck, von innen aber der Luftdruck vermindert um jene elastischen Kräfte. 2. Alle Organe, welche ausser den Lungen innerhalb des Thorax liegen, werden, wenn sie ausdehnbar sind, über ihr natürliches Volum ausgedehnt (stehen unter negativem Druck). Ausdehnbar sind aber das Herz und die Gefässstämme, weil sie sich von aussen her (mit Blut) füllen können. Diese Organe sind daher, namentlich die nachgiebigeren dünnwandigen Theile, die Vorhöfe und die Venenstämme, stärker mit Blut gefüllt, als sie ihrem natürlichen Volum nach fassen können. Die Folgen dieses Umstandes sind bereits bei der Herzbewegung und beim Kreislauf erörtert, und werden hier noch weiter zur Sprache kommen.

Die elastische Kraft, mit welcher die zur Weite des ruhenden Thorax ausgedehnten Lungen sich auf ihr natürliches Volum zusammenzuziehen streben, also den negativen Druck im ruhenden Thorax, kann man manometrisch bestimmen, indem man an der Leiche das Manometer luftdicht in die durchschnittene Trachea einfügt und dann den Thorax öffnet; sie beträgt etwa 6^{mm} Hg (Donders). — Die elastische Kraft der ausgedehnten Lungen kann noch unterstützt werden durch die Contraction der die Bronchien umgebenden glatten Muskelfasern. Dieselbe muss die Bronchien verengen und zugleich den negativen Druck im Thorax verstärken. Jedoch ist weder über ihren Eintritt noch über ihre Innervation etwas ermittelt.

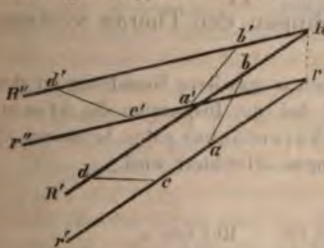
Die Athembewegungen.

Die in den Lungenalveolen enthaltene Luft verkehrt mit den Gasen des Blutes, welches durch die sie umspinnenden Capillaren kreist. Der unten näher zu betrachtende Verkehr besteht auf Seite der Alveolenluft in einen Verlust an Sauerstoff und einer Aufnahme von Kohlensäure, wodurch dieselbe sehr bald für ferneren Gaswechsel unfähig wird. Nun kann zwar durch die Gasdiffusion ein schichtweiser Austausch der Gase zwischen der Alveolenluft und den darüber lagernden Luftschichten geschehen, der zuletzt bis an die äussere Atmosphäre dringt. Indess geschieht dieser Austausch zu langsam, um den Gaswechsel des Blutes zu unterhalten. Es ist deshalb eine häufige mechanische Wechselung

der Luft in den Alveolen nöthig und diese geschieht durch eine regelmässig abwechselnde Erweiterung und Verengerung der ganzen Lungen. Dieselbe wird durch rhythmische Erweiterungen und Verengerungen des Thorax (Inspiration und Exspiration) bewerkstelligt, welchem die Lungen ja beständig folgen müssen.

Die Erweiterung des Thorax, die Inspiration, geschieht stets durch Muskelwirkung. Die regelmässig wirkenden Inspirationsmuskeln sind: das Zwerchfell, die Scaleni und die Intercostales, namentlich die externi. Bei absichtlich tiefer oder wegen irgendwelcher Hindernisse angestrengter Inspiration treten noch andere, „accessorische" Inspirationsmuskeln in Thätigkeit, zunächst die Serrati postici und die Levatores costarum, bei höchster Athemnoth die Sternocleidomastoidei, Pectorales, Serrati antici etc. — Hauptsächlich bewirkt das Zwerchfell die Erweiterung des Thoraxraumes, und zwar indem es sich bei seiner Contraction, namentlich an den musculösen Partien abflacht, und an seinen Rändern, mit denen es in der Ruhe an der Thoraxwand anliegt, sich von ihr abhebt. Die übrigen Muskeln wirken fast alle auf die Rippen; sie haben im Allgemeinen einen Verlauf von hinten und oben nach vorn und unten, sind an ihrem oberen Ende, durch die Wirbelsäule oder (Pectorales, Serrat. antic.) festgestellte Theile der oberen Extremität, fixirt, und ziehen daher die Rippen nach aussen und oben, wodurch der Thorax erweitert wird.

Die Rippen sind durch ihre beiden an den Wirbelkörpern und Querfortsätzen befindlichen Gelenke um eine geneigte Axe drehbar. Jede Drehung um dieselbe nach oben macht die geneigte Ebene, die man sich durch jeden Rippenbogen gelegt denkt, mehr horizontal, erweitert somit den Thorax im Querschnitte. Die Drehung der Rippen um ihre Axen ist jedoch durch die, freilich nachgiebigen, elastischen Knorpel, durch die sie mit dem Sternum verbunden sind, auf enge Grenzen beschränkt. Mit jeder Rippenhebung erfolgt daher ausser einer Hebung des Sternum auch eine leichte Verdrehung der Knorpel um ihre Längsaxe. Die Wirkung der rippenhebenden Muskeln ist hiernach leicht verständlich. — Inwieweit ferner die Intercostalmuskeln als Rippenheber zu betrachten sind, ergiebt sich aus Folgendem (Hamberger): Sind in nebenstehender Figur RR' und rr' die hinteren (nach vorn absteigenden) Stücke zweier benachbarter Rippen in ihrer Ruhestellung, RR'' und rr'' dieselben in der Inspirationsstellung, stellt ferner ab eine Faser der Intercostales externi, cd eine der interni dar, so muss offenbar, wie schon der Augenschein lehrt, der Abstand ab



in der gehobenen Stellung (a'b'), cd dagegen in der gesenkten, am kleinsten

sein.*) Hieraus folgt umgekehrt, dass Verkürzung von ab beide Rippen heben, von cd dagegen beide senken muss. Grade umgekehrt verhalten sich die gleichen Faserrichtungen an den vorderen Rippenabschnitten (zwischen Angulus costae und Sternum). Hier müssten die interni inspiratorisch, die externi exspiratorisch wirken. Inspiratorisch wirken also die externi an den knöchernen, die interni an den knorpligen Rippentheilen. Da aber dies zugleich ziemlich die Haupt-Verbreitungsbezirke der beiden Faserrichtungen sind, so kann man die Intercostales überhaupt zu den Inspirationsmuskeln rechnen.

Während die Rippenheber den Thorax im Querschnitt erweitern, vergrössert die Zwerchfellscontraction den Längendurchmesser. Je nachdem die Rippen- oder die Zwerchfellsbewegung vorwiegt, unterscheidet man einen Costal- und einen Abdominaltypus der Athmung (letzterer Name rührt davon her, dass jede Zwerchfellsabflachung die Baucheingeweide nach unten drängt, also die Bauchwand hervorwölbt). Der Costaltypus ist beim weiblichen, der Abdominaltypus beim männlichen Geschlechte meist der vorwiegende.

Die Verkleinerung des Thoraxlumens, die Exspiration, geschieht in der Regel nur dadurch, dass die bei der Inspiration aus ihrer Gleichgewichtslage gebrachten Thoraxwandungen nach dem Aufhören der Inspirationskräfte durch Schwere und Elasticität wieder in jene zurückkehren. Die Schwere zieht die gehobenen Rippen wieder herab; die Elasticität der Lungen zieht das Zwerchfell wieder in die Höhe und die Thoraxwände nach einwärts, die Elasticität der torquirten Rippenknorpel bringt die Rippen wieder in ihre natürliche Lage. — Bei angestrengter oder behinderter Exspiration treten auch hier Muskelkräfte in Thätigkeit, und zwar haben die Exspirationsmuskeln im Allgemeinen die Richtung von hinten und unten nach vorn und oben. Die hauptsächlichsten Exspirationsmuskeln sind die Bauchmuskeln, welche bei ihrer Contraction den Bauchinhalt comprimiren und dadurch das Zwerchfell in die Höhe treiben; auch ziehen sie die Rippen nach unten. Dasselbe thun die Quadrati lumborum und die Serrati postic. infer.; die Rippen werden ferner gesenkt durch die Intercostales interni, soweit sie an den knöchernen Rippentheilen verlaufen (s. oben). Wie die Herabziehung der Rippen den Thorax verengt, ergiebt sich aus dem oben Gesagten.

Auch die luftzuleitenden Apparate nehmen in gewisser Beziehung an den Athembewegungen Theil. So erweitert sich bei der Inspiration die Stimmritze, bei angestrengter Inspiration auch die Nasenlöcher (Mm. levatores al. nasi), wodurch der Luft der Zutritt zu den Lungen erleichtert wird.

*) Setzt man den Winkel rRb = x, so ist

$$ab^2 = Rr^2 + (ra - Rb)^2 - 2Rr\,(ra - Rb)\cos x$$

und $$cd^2 = Rr^2 + (Rd - rc)^2 + 2Rr\,(Rd - rc)\cos x;$$

es wird also ab um so grösser, je kleiner x, cd dagegen um so grösser, je grösser x.

Da die Lungen, wie oben erwähnt, jeder Bewegung der Thoraxwand nachfolgen müssen, so bewirkt jede Inspiration eine Vergrösserung der Lungen im Querschnitt und in den Längsdurchmessern (auch in der Wandschicht, da die Randtheile des Zwerchfells sich von der Thoraxwand abheben). Letztere ist selbstverständlich mit einem Herabrücken der ganzen Lunge längs der Thoraxwände verbunden, und bedingt schon für sich, auch ohne Erweiterung des Thoraxquerschnittes, eine Vergrösserung des Lungenquerschnitts, da durch das Herabrücken in dem kegelförmigen Thorax jede Lungenschicht in einen tieferen, also grösseren, Thoraxquerschnitt gelangt. Das Herabrücken der Lungen zieht auch Luftröhre und Kehlkopf bei der Inspiration etwas nach unten, was man leicht von aussen bemerkt.

Die Erweiterung der Lungen bei der Inspiration, welche alle Hohlräume derselben, vorzüglich aber die nachgiebigsten, die Alveolen, betrifft, bewirkt eine Zunahme ihres Luftgehaltes. Diese Zunahme beträgt bei ruhigem Athmen etwa $^1/_6$ des Gesammtinhalts. Doch ist ein weit intensiverer Luftwechsel durch tiefere Athmung ermöglicht. Einen Maassstab für die Grenze des möglichen Luftwechsels gewährt die „vitale Capacität" der Lungen, nämlich der Volumunterschied des Luftgehalts in der möglichst gefüllten und der möglichst entleerten Lunge; oder die Luftmenge, welche nach möglichst tiefer Inspiration durch eine möglichst tiefe Exspiration entleert wird (Hutchinson). Diese Menge steht in einem ziemlich bestimmten Verhältnisse zur Körpergrösse, variirt jedoch etwas nach Beschäftigung und Geschlecht (ist bei Männern grösser Arnold). Bei erwachsenen Männern beträgt sie im Mittel 3770 Cub.^{cm}

Da die Lungen bei der Inspiration noch weiter über ihr natürliches Volum ausgedehnt werden, als sie in der Ruhe schon sind, so wird auch der negative Druck, unter dem die übrigen Organe im Thorax stehen, vergrössert, die Aspiration des Herzens und der Gefässe also verstärkt (p. 60). Umgekehrt kann durch die Exspiration, welche für gewöhnlich nur die inspiratorische Zunahme des negativen Drucks wieder aufhebt, der negative Druck gänzlich aufgehoben und selbst in einen positiven verwandelt werden, — dann nämlich, wenn bei activer Exspirationsanstrengung das Entweichen der Luft aus den Lungen durch Verschluss der Stimmritze gehindert ist (vgl. p. 61). — Auch der (in der Ruhe dem Atmosphärendrucke gleiche) Druck der in den Athemwegen enthaltenen Luft erleidet wegen der Enge der Zugänge (Nasenlöcher, Stimmritze) geringe Schwankungen, eine negative (etwa 1^{mm}) bei der Inspiration, eine positive (2—3^{mm}) bei der Exspiration. Man kann sie nachweisen: bei Thieren, indem man ein Manometer seitlich mit der Trachea in Verbindung setzt, — beim Menschen, indem man das

Manometer in ein Nasenloch bringt und bei geschlossenem Munde durch das andere athmet.

Der bei der Inspiration durch den Kehlkopf und das Luftröhrensystem streichende Luftstrom erzeugt durch die Reibung an den Wänden Geräusche, die man mit dem aufgelegten Ohre hört. In den starren Theilen (Kehlkopf, Luftröhre, grössere Bronchien) hat dasselbe einen hauchenden Character (= h oder ch, „bronchiales Athmungsgeräusch"); in den feinsten Bronchien dagegen, wo sich die Luft durch enge Canäle hindurchzwängen muss, ist es mehr schlürfend oder zischend (= w oder f, „vesiculäres Geräusch"). Beim oberflächlichen Athmen (erwachsener Männer) wird der Character des Geräusches unbestimmt; ebenso erzeugt die reguläre Exspiration ein undeutliches schwaches Geräusch. —

Zur Ermittelung der vitalen Capacität dient das „Spirometer" (HUTCHINSON), ein Glockengasometer, dessen Glocke durch Gewichte äquilibrirt ist, und in welches nach einer tiefen Inspiration durch ein Kautschukrohr möglichst tief exspirirt wird; die Luftvolumina werden durch die ihnen proportionalen Erhebungshöhen der (cylindrischen) Glocke gemessen. Zur Bestimmung der Athmungsintensität dient auch das „Thoracometer" (SIBSON), welches die Aenderungen im horizontalen Mediandurchmesser der Brust bestimmt. Die vordere Brustwand schiebt ein Stäbchen vor sich her, das durch ein Getriebe einen Zeiger bewegt; die Axe des Zeigers ist durch ein Gestell an einem Brett befestigt, auf welchem der Körper horizontal ruht. An Thieren kann man auch die Zwerchfellsbewegungen bestimmen: durch eine eingesenkte Nadel (SNELLEN) oder durch einen vom Abdomen her gegen das Zwerchfell gelegten Fühlhebel, welcher seine Bewegungen auf einem vorbeigeführten Papierstreifen graphisch in Curven darstellt, — „Phrenograph" (ROSENTHAL).

Auslösung und Rhythmus der Athembewegungen.

Sowohl Inspirations- als Exspirationsbewegungen können willkürlich hervorgebracht werden. Gewöhnlich geschehen sie jedoch unwillkürlich in einem bestimmten Rhythmus und mit bestimmter Intensität (Tiefe). Der Wille kann beides beliebig variiren, doch ist die gänzliche Unterbrechung nur auf kurze Zeit möglich. Die durchschnittliche Frequenz ist beim Erwachsenen 18 in der Minute.

In frühem und spätem Lebensalter, beim weiblichen Geschlecht, bei erhöhter Temperatur, bei Muskelanstrengungen, während der Verdauung, bei Gemüthsbewegungen, nach einer zeitweisen Unterdrückung (kurz bei denselben Momenten, die die Herzfrequenz erhöhen,) sind die Athembewegungen häufiger. Im Allgemeinen kommen in jedem Zustande auf 4 Herzcontractionen eine In- und Exspiration. — Der Einfluss der Affecte betrifft nicht bloss die Frequenz, sondern oft auch Tiefe und Form der Athembewegung; letztere bedingt zuweilen characteristische Töne oder Geräusche im Zuleitungsrohre. So sind mit Schallerscheinungen verbunden: die schnell auf einander folgenden Inspirationen des Schluchzens, die tiefe Inspiration mit folgender kräftiger Exspiration beim Seufzen, die langsame und anhaltende Inspiration durch den krampfhaft geöff-

neten Mund beim Gähnen, die stossweise unterbrochene Exspiration des Lachens, u. s. w.

Die Anregung zu den unwillkürlichen rhythmischen Athembewegungen geht von einer umschriebenen Stelle der Medulla oblongata aus, welche an der Ursprungsstelle des Vagus und Accessorius liegt; ihre Zerstörung unterdrückt sofort die Athmung und ist daher tödtlich („Noeud vital“ FLOURENS). Von hier aus werden durch die Nn. phrenici das Zwerchfell, durch die äusseren Thoraxnerven die übrigen Inspirationsmuskeln in Bewegung gesetzt; auch die Exspiration wird, soweit sie durch Muskelkräfte geschieht, von hier aus geleitet. Gewisse auf der Bahn des Vagus im Noeud vital anlangende centripetale Fasern müssen im normalen Zustande in einer beständigen Erregung sein, welche reflectorisch die Athembewegungen beschleunigt; denn die Durchschneidung eines oder beider Vagi (am Halse) verlangsamt die Athembewegungen; die Reizung des centralen Endes dagegen bewirkt umgekehrt eine Beschleunigung der Athmung, bis zur krampfhaften Inspiration (wobei das Zwerchfell unbewegt in Contraction bleibt) (TRAUBE).*) Doch werden die Athembewegungen in demselben Maasse, als sie langsamer oder schneller werden, zugleich tiefer, resp. oberflächlicher, so dass die Leistung der Med. obl. im Ganzen dieselbe bleibt, nur anders vertheilt wird; wenigstens werden nach der Vagusdurchschneidung die inspirirten Gasmengen nicht kleiner (ROSENTHAL). Inspirationsmuskeln, die vor der Vagusreizung noch nicht in Thätigkeit waren, werden auch durch die Reizung nicht afficirt. Waren vor der Reizung bei der Exspiration Muskeln thätig, so wird ihre Thätigkeit durch die Reizung aufgehoben (ROSENTHAL). — Den entgegengesetzten Erfolg hat die Reizung des sensiblen Nerven für den Kehlkopf, des R. laryngeus superior (vagi). Die Reizung seines centralen Endes macht die Athmung seltner (und zugleich tiefer), bis zum völligen Erlöschen derselben (wobei das Zwerchfell erschlafft stehen bleibt). Noch stärkere Reizung setzt endlich Exspirationsmuskeln in Thätigkeit (ROSENTHAL).

Stellt man sich die Rhythmik einer automatischen Erregung so vor, dass die erregenden Kräfte im Centralorgane jedesmal erst sich bis zu einer gewissen

---

*) Bei der Ausführung dieses Versuchs tritt zuweilen, wenn die Reizung der Vagusenden auf electrischem Wege geschieht, statt des Stillstandes in Inspirationsstellung umgekehrt ein Stillstand in Exspirationsstellung ein. Dieser Erfolg rührt aber stets davon her, dass wegen mangelhafter Isolirung Stromschleifen durch den R. laryngeus superior gehen (Rosenthal).

Spannung anhäufen müssen, um frei zu werden, dass sie also gleichsam einen gewissen Widerstand jedesmal zu überwinden haben (s. Cap. XIII.), so kann man den Einfluss des Vagus und des Laryngeus sup. so erklären, dass jener den supponirten Widerstand verkleinert, dieser aber ihn vergrössert; es wird dann Reizung des Vagus häufigere aber kleinere Entladungen, also schnellere aber oberflächlichere Inspirationen bewirken, sehr starke Reizung wird den Widerstand ganz aufheben, also eine continuirliche Entladung, tetanische Inspiration, zur Folge haben. Umgekehrt wird Reizung des Laryng. sup. langsamere, aber tiefere Inspirationen bedingen, und zuletzt, wo der Widerstand enorm vergrössert wird, jede Entladung, also jede Inspiration, verhindern. In diesem Sinne kann der Laryng. sup. ebenso als „Hemmungsnerv" für die Ganglien des Noeud vital betrachtet werden, wie die zum Herzen gehenden Vagusfasern für die Ganglien des Herzens (ROSENTHAL).

Das auslösende Moment in der Med. oblong., welches die Athembewegungen überhaupt veranlasst, scheint der Sauerstoffmangel im Blut zu sein; denn 1. kann man die Athembewegungen ganz unterdrücken, wenn man durch starke künstliche Respiration (Einblasen von Luft in die Lungen) das Blut beständig mit Sauerstoff gesättigt erhält; 2. ist die Athmung um so stärker, je ärmer das Blut an Sauerstoff ist (Dyspnoe), z. B. bei Eintritt von Luft oder Flüssigkeit in die Pleurahöhlen, wodurch die Lunge zusammenfällt, oder bei Athmungsunfähigkeit der Lungen durch Entzündung etc. Die erste Athembewegung des Foetus wird ebenso durch Unterbrechung der Placentarathmung, also durch plötzlichen Sauerstoffmangel im Blute bewirkt (SCHWARTZ). — Ein gewisser Sauerstoffgehalt des Blutes ist indess immer zum Zustandekommen der Athembewegung nöthig, weil sonst die Erregbarkeit der Med. oblong. endet, also selbst die stärksten Reize nicht mehr wirken können. — Dass nicht die Anhäufung der Kohlensäure im Blute das erregende Moment für die Med. oblong. ist, sondern der Mangel an Sauerstoff, zeigt die Thatsache, dass eine sehr kohlensäurereiche Luft, wenn sie nur den gehörigen Sauerstoffgehalt hat, nicht vermehrend auf die Athemfrequenz wirkt (W. MÜLLER), dass ferner die Dyspnoe eintritt, wenn man indifferente Gase (Stickstoff, Wasserstoff) durch die Lungen treibt, wodurch dem Blute nicht bloss der Sauerstoff, sondern auch die Kohlensäure entzogen wird (TRAUBE).*)

Anhang zur Mechanik der Athmungsorgane. Die luftzuleitenden Organe, Nasenhöhle (die Athmung durch den Mund dient, obwohl sie häufig willkürlich gewählt wird, in der Regel nur als Ersatz, wenn die Nase verschlossen ist), Cavum pharyngonasale, Kehlkopf und Luftröhre sind theils mit Vorrichtungen versehen, die den Zwecken der Athmung dienen, theils wird die Athembewegung benutzt, um in jenen zweckmässige Bewegungen einzuleiten. In dem langen Zuleitungskanal wird die inspirirte Luft erwärmt und von den gröberen schädlichen Beimengungen, die an den Wänden haften bleiben, gereinigt; die nach Aussen gerichtete Flimmerbewegung (fast im ganzen Zuleitungsrohre) schafft die angesetzten Partikeln, ebenso überschüssigen Schleim, u. s. w., beständig heraus. — Der Kehlkopf besitzt ferner in den Stimmbändern eine Schutzwand gegen eindringende fremde

*) Neuere, aber noch nicht vollständig mitgetheilte Versuche (Traube) sollen indess gezeigt haben, dass auch bei Sättigung des Blutes mit Wasserstoffgas die Athembewegungen aufhören, eine Thatsache, welche der hier mitgetheilten Ansicht gradezu widersprechen würde.

Körper (Speichel, Speisetheilchen, etc. sowie gegen die Einathmung gewisser ätzender Gase (s. Anhang), da jeder Reiz reflectorisch die Stmmritze schliesst. Sind die Muskeln derselben durch Zerschneidung beider Vagi oder Laryngei inferiores gelähmt, so dringen jene Substanzen leicht durch die geöffnete Stimmritze ein, und erzeugen tödtliche Lungenentzündung (Traube). — Die Hinausbeförderung fremder Körper, welche einmal in die Luftwege eingedrungen oder krankhaft darin entstanden sind (Schleim), geschieht durch Reizung der betreffenden Schleimhautpartien, welche durch Reflex explosive Exspirationsstösse erzeugen; diese schleudern die fremden Substanzen heraus. Solche Exspirationsstösse sind das Niesen für den Nasenkanal, das Husten für den Kehlkopf. Beide sind mit einem Schall verbunden, der durch das plötzliche Sprengen des Verschlusses (beim Niesen die durch Schleim etc. verstopfte Nasenhöhle, beim Husten die geschlossene Stimmritze) entsteht. Die beim Reflex betheiligten sensiblen Nerven sind beim Niesen der Trigeminus, vielleicht auch der Olfactorius, beim Husten vermuthlich der Laryngeus superior. Den Husten kann man auch willkürlich hervorrufen. (Möglicherweise werden auch die Bronchialmuskeln [p. 68] zur Entfernung von Schleim etc. aus den feineren Bronchien benutzt.) — Die Exspirationsströme benutzt man ferner willkürlich zu ähnlichen Zwecken, z. B. treibt man durch sie Schleim aus der willkürlich von aussen comprimirten Nase aus (Schnäuzen), oder aus dem durch Muskelwirkung verengten Isthmus faucium (Räuspern). Flüssigkeiten, welche man in dem Rachen eine Zeit lang verweilen lassen will, ohne sie zu verschlucken, verhindert man durch den Exspirationsstrom am Eindringen in die Luftwege, wobei die in Blasen durch die Flüssigkeit streichende Luft ein gluckendes Geräusch verursacht (Gurgeln). Den aus dem weit geöffneten Munde kommenden warmen und feuchten Exspirationsstrom benutzt man beim Hauchen zum Erwärmen oder Befeuchten. Endlich setzt man durch den Exspirationsstrom Stimmbänder, Gaumensegel, Zunge, Lippen oder die Vorrichtungen an den Mund gesetzter Instrumente in tönende Schwingungen oder Geräusche (Singen, Sprechen, Blasen etc. — Ueber Stimme und Sprache s. Cap. X.). — Schliesst man nach tiefer Inspiration die Stimmritze und contrahirt nun kräftig die Bauchmuskeln, so wird der Bauchinhalt stark comprimirt, was zu Entleerungen aus den Abdominalorganen (Mastdarm, Uterus, Blase) benutzt wird (Bauchpresse).

II. DER GASWECHSEL.

Aeussere Athmung.

Ausser in den eigentlichen Athmungsorganen geschieht, wie oben (p. 66) erwähnt, der Verkehr der Gase des Blutes mit denen der Luft auch an allen übrigen Stellen, wo Blutcapillaren mit Luftschichten in naher Berührung sind, also auf der Haut und in dem stets lufthaltigen Verdauungstractus, doch in beiden mit weit geringerer Energie, als in den Lungen. Doch ist die Hautathmung („Perspiration") von solcher Bedeutung, dass eine Aufhebung derselben bei Thieren (durch Ueberfirnissen der Haut) in Kurzem tödtet, oder wenigstens den Stoffwechsel und demgemäss auch die Leistungen, namentlich die Wärmebildung (Bernard) sowie die

Herz- und Athembewegungen, bedeutend herabdrückt. Bei unvollkommner Ueberfirnissung müssen in Folge von mässigem Sauerstoffmangel die Athembewegungen frequenter werden (vgl. p. 74). — Die Darmathmung ist wegen des geringen Gasvorraths beim Menschen ohne Bedeutung, doch wird aller im Darme vorhandene Sauerstoff verzehrt und Kohlensäure dafür ausgeschieden, so dass sich im Dickdarm hauptsächlich Kohlensäure und Stickstoff finden.

Bei manchen Thieren (z. B. bei einem Luft schluckenden Fisch, Cobitis fossilis, Schlammpeizger) scheint die Darmathmung Bedeutung zu haben. — Die schädlichen Wirkungen der Ueberfirnissung leiten Einige von einem im Körper zurückgehaltenen schädlichen Auswurfsstoff („Perspirabile retentum") ab. Nach neueren Untersuchungen (Edenhuizen) scheint derselbe in einer flüchtigen stickstoffhaltigen Verbindung zu bestehen; an den freigelassenen Stellen lässt sich die Ausscheidung eines flüchtigen Alkali (Ammoniak?) durch Hämatoxylinpapier nachweisen; ferner zeigt sich an den längere Zeit überzogen gehaltenen Hautstellen ein entzündliches Oedem, in dessen Serum sich Krystalle von phosphorsaurer Ammoniak-Magnesia finden sollen.

Die äussere Athmung besteht in einem Uebergang von Sauerstoff aus der Luft in das Blut, von Kohlensäure, Wasserdampf, Stickstoff und Wärme aus dem Blute in die Luft; es kehrt also die eingeathmete Luft sauerstoffärmer, aber wärmer und kohlensäure-, stickstoff- und wasserreicher (meist mit Wasserdampf gesättigt) aus dem Körper zurück. Dem entsprechend ist das aus der Lunge zurückkehrende (Lungenvenen-) Blut sauerstoffreicher, kühler, kohlensäure-, stickstoff- und wasserärmer, als das Lungenarterienblut; es ist demnach heller geröthet (arteriell); doch kommt nur ein kleiner Theil des Wärme- und Wasserverlustes auf Rechnung des Lungenblutes, da alle Theile des Athmungscanals an die eingeathmete Luft Wärme und Wasserdampf abgeben.

Der Gasverkehr zwischen Blut und Luft folgt, soweit die Blutgase bloss absorbirt sind, dem Dalton'schen Gesetze (s. p. 42). Das in den Lungen ankommende Blut enthält viel mehr CO_2 als es unter dem verschwindend kleinen CO_2 Druck der Atmosphäre (nur etwa $^1/_{2000}$ Atmosphäre) absorbirt halten kann, muss also fortwährend CO_2 an die Luft abgeben; umgekehrt muss unter dem Sauerstoffdruck der Atmosphäre ($= ^1/_5$ Atm.) Sauerstoff absorbirt werden, wenn das Blut weniger Sauerstoff, als diesem Druck entspricht, absorbirt enthält. Da indess die Sauerstoffaufnahme zum grössten Theil durch chemische Bindung in den Blutkörperchen, also unabhängig vom Drucke, geschieht*) (s. p. 43), so wird unter

*) Da die Blutkörperchen in der Blutflüssigkeit suspendirt sind, so muss man sich vorstellen, dass der chemischen Bindung eines Sauerstofftheilchens stets eine Absorption in der Blutflüssigkeit vorhergeht. Die Unabhängigkeit der Sauerstoffaufnahme vom Druck ist also so zu verstehen, dass das Plasma bei jedem Druck so lange immer neuen Sauerstoff absorbirt, als die Blutkörperchen noch im Stande sind ihn daraus zu entnehmen und chemisch zu binden.

jedem Drucke Sauerstoff aufgenommen, also auch dann noch, wenn das Athmungsmedium sehr sauerstoffarm ist (W. MÜLLER). Wie sich dagegen bei der Kohlensäureabgabe der chemisch gebundene Theil zu dem bloss absorbirten verhält, ist nicht entschieden, da die chemische Bindung der Kohlensäure in einer noch nicht vollständig bekannten Weise ebenfalls vom Druck abhängt. Bei dem geringen Kohlensäuredruck der freien Atmosphäre würde dem Blute jedenfalls sowohl freie als locker gebundene Kohlensäure entzogen werden; der hohe Kohlensäuredruck der Lungenluft bedingt aber andere Verhältnisse (s. unten). Bei weiterem Steigen des Kohlensäuredrucks der atmosphärischen und Lungenluft, z. B. beim Athmen im abgeschlossenen Raum, muss auch endlich ein Punct des Gleichgewichts eintreten, wo gar kein CO_2 mehr ausgeschieden wird; zuletzt muss sogar CO_2 in das Blut aufgenommen werden (W. MÜLLER). — Die (sehr geringe und nicht immer nachweisbare) Stickstoffabgabe muss ebenfalls dadurch erklärt werden, dass das Blut mehr Stickstoff enthält, als es unter dem (sehr bedeutenden: = $^4/_5$ Atm.) Stickstoffdruck der Atmosphäre absorbirt halten kann; diese Menge ist indess wegen der geringen Absorptionsfähigkeit des Stickstoffs sehr klein (s. p. 44).

Der Gaswechsel in den Lungen verhält sich natürlich nicht so, als wenn das Blut direct mit der Atmosphäre in Verkehr träte; denn die in den Lungen enthaltene Luft ist, wegen der nicht vollständigen Entleerung bei der Exspiration (s. p. 71) stets sauerstoffärmer und kohlensäurereicher, als die Atmosphäre; doch trifft dies den Sauerstoffwechsel nach dem oben Gesagten fast gar nicht, sondern nur den Kohlensäureverkehr. Die dem Blute entzogenen Kohlensäuremengen sind daher von dem Grade der Lüftung, also von der Zahl und Tiefe der Respirationen in gewissem Grade abhängig. Je oberflächlicher und seltener diese sind, um so weniger CO_2 wird vom Blute abgegeben, und durch gänzliches Anhalten des Athems muss ein Punct erreicht werden, wo keine CO_2 mehr abgegeben wird, wo die Kohlensäurespannung der Lungenluft und des Blutes im Gleichgewicht ist. Durch Untersuchung der in diesem Momente in den Lungen enthaltenen (jetzt exspirirten) Luft kann man die Kohlensäurespannung des Blutes berechnen (BECHER). — Zugleich ergiebt sich hieraus, dass zur quantitativen Bestimmung des Gaswechsels nicht die Vergleichung einer einzelnen In- und Exspirationsluftmenge genügt, sondern dass die eine lange Zeit hindurch inspirirte Luft, mit der in derselben Zeit exspirirten zu vergleichen ist.

Genauere Vergleichungen venösen und arteriellen Blutes haben ferner gelehrt (SCHÖFFER), dass in den Lungen nicht nur die bloss absorbirte (dem DALTON schen Gesetze folgende) und die locker gebundene (nicht dem DALTON'schen Gesetze folgende, aber doch auspumpbare), sondern auch fest gebundene (nur durch Säuren austreibbare) Kohlensäure aus dem Blute an die Alveolenluft übergeht. Das arterielle Blut enthielt im Mittel 4,6 Vprc. ~~mehr~~ Kohlensäure als das venöse; von diesem Unterschiede kam etwa die Hälfte auf den fest gebundenen Theil. Der Kohlensäuredruck der Alveolenluft (welche bis zu 8,5 % Kohlensäure enthalten kann — BECHER) ist aber so hoch, dass er kaum zur Erklärung der Abgabe auspumpbarer Kohlensäure dienen kann. Es müssen also andre als bloss physicalische Vorgänge die Kohlensäureabgabe in den Lungen bedingen. Ferner zeigte sich, dass das Blutserum bei weitem mehr fest gebundene Kohlensäure im Verhältniss zur auspumpbaren enthält, als das Gesammtblut, und endlich dass nach Zusatz von Gesammtblut das Blutserum einen grossen Theil seiner fest gebunde-

nen Kohlensäure verliert. Hiernach scheint es, dass die Blutkörperchen, vielleicht unter dem Einfluss der gleichzeitigen Sauerstoffaufnahme in den Lungen, im Stande sind, die räthselhafte Ausscheidung der fest gebundenen, vielleicht auch der locker gebundenen Kohlensäure zu bewirken. — Hierbei mag erwähnt werden, dass früher das Dasein einer Säure in den Lungen („Lungensäure" VERDEIL) behauptet wurde, welcher man die Austreibung der Kohlensäure zuschrieb, die aber später für Taurin erklärt wurde (CLOETTA).

Innere Athmung.

Die innere Athmung, d. h. der Verkehr zwischen den Gasen des Blutes und denen der Gewebe, welcher die Umwandlung des arteriellen Blutes in venöses bewirkt, ist noch in Dunkel gehüllt. Vor Allem ist es fraglich, ob ein solcher Verkehr wirklich existirt, ob nicht die Oxydation, aus der die Kohlensäure hervorgeht, ganz oder zum Theil im Blute der Capillaren selbst stattfindet; ferner, wenn man den Gaswechsel annimmt, ob der Sauerstoff direct an die durchtränkenden Flüssigkeiten der Gewebe, und aus ihnen die Kohlensäure wieder ins Blut übergeht, oder ob gewisse Uebertragungsstoffe, vielleicht fermentartige Uebertrager (M. TRAUBE), den Uebergang vermitteln. — Von dem Sauerstoffverbrauch und der Kohlensäurebildung einzelner Organe wird später mehrfach die Rede sein. Hier nur soviel, dass der innere Gaswechsel verschiedener Organe, ferner desselben Organs zu verschiedenen Zeiten, von sehr verschiedenem Umfange ist. Demgemäss ist auch Kohlensäuregehalt und Farbe der Venenblutarten äusserst wechselnd. So z. B. ist das Nierenvenenblut hell carmoisinroth, die meisten anderen Venenblutarten dunkel blauroth. Das Venenblut thätiger Muskeln enthielt im Mittel aus 5 Versuchen 3 Volumprct. weniger O, dagegen 4,1 mehr CO_2, als das ruhender (12,6 weniger O und 10,6 mehr CO_2 als arterielles); trotz des geringeren O-Gehalts war das Venenblut der thätigen merkwürdigerweise nicht jedesmal dunkler als das der ruhenden. (SCZELKOW).

Dass in allen Organen Oxydationen, also Sauerstoffverbrauch und Kohlensäurebildung, stattfinden, ist allgemein angenommen, und ergiebt sich schon aus dem Venöswerden des Blutes in allen Capillaren. — Gegen die Annahme, dass die Oxydation innerhalb des Capillarblutes vor sich geht, spricht: 1. die Beobachtung, dass die Athmung in den Muskeln (s. Cap. X.) auch noch vor sich geht, nachdem alles Blut aus ihren Capillaren entfernt ist (G. v. LIEBIG), 2. dass Thätigkeiten, welche nothwendig mit Oxydationen verbunden sind (Muskelbewegungen) noch möglich sind, wenn das Blut keinen Sauerstoff mehr enthält (SETSCHENOW). — Die alte Ansicht, dass die Kohlensäurebildung im Lungenblute selbst stattfinde, (LAVOISIER), ist schon dadurch wiederlegt, dass das in die Lunge gelangende (venöse)

Blut reich an Kohlensäure ist. Auch wird in vollständig kohlensäurefreiem, dagegen sauerstoffreichem Blute keine Kohlensäure gebildet (Marchand).

Grössen des Gaswechsels.

Die Mengenverhältnisse des Gaswechsels sind, abgesehen von den Schwankungen, welche durch die Athembewegungen bedingt sind (p. 77), hauptsächlich von dem Verbrauche des Sauerstoffs im Organismus abhängig (über diesen Verbrauch s. Cap. VIII.). Denn es wird um so mehr Sauerstoff von den Blutkörperchen gebunden, je ärmer sie durch den Verbrauch daran geworden sind, und es wird um so mehr Kohlensäure und Stickstoff abgegeben, je mehr das Blut durch die Oxydationsprocesse im Körper mit den Gasen beladen ist. Unter den Momenten, welche einzelne oder alle Oxydationsprocesse im Körper steigern (s. Cap. VIII.), sind besonders hervorzuheben: Muskelarbeit, niedere Temperatur der Umgebung (welche den Wärmebildungsprocess im Körper, zur Erhaltung der normalen Temperatur, erhöhen muss), der Verdauungsprocess (der mit Steigerung vieler Secretionen verbunden ist), grössere Energie der ganzen Lebensthätigkeit (so beim männlichen Geschlecht, bei kräftigen Constitutionen, im mittleren Lebensalter, u. s. w.). Alle diese Momente müssen die Sauerstoffaufnahme erhöhen; ebenso die Kohlensäureabgabe, da fast bei allen Oxydationen Kohlenstoff oxydirt wird; am meisten erhöhen diejenigen Processe die Kohlensäureabgabe, welche mit Verbrennung kohlenstoffreicher Stoffe verbunden sind, und ebenso der Genuss kohlenstoffreicher Nahrung (Kohlenhydrate), welche zum Theil direct verbrannt zu werden scheint. Die Stickstoffabgabe ist nicht immer vorhanden, ist besonders merklich bei stickstoffreicher (Fleisch-) Nahrung, und auch hier sehr gering, da fast der gesammte Stickstoff auf anderen Wegen entleert wird.

Mittelzahlen für die Mengen des Gaswechsels haben dem entsprechend nur geringen Werth; ein Erwachsener verbraucht in 24 Stunden etwa 746 grm. (520601 Ccm.) Sauerstoff und exspirirt etwa 867 grm. (443409 Ccm.) Kohlensäure (Vierordt). Würde sämmtlicher Sauerstoff nur zur Oxydation von Kohle verwandt, und alle gebildete CO_2 exspirirt, so müsste das Volum derselben dem des Sauerstoffs in grösseren Zeiträumen gleich sein, denn 1 Gew.-Th. CO_2 und 2 G.-Th. O haben gleiches Volum. Da jedoch auch andere Oxydationsproducte entstehen (HO etc.), so muss die gebildete CO_2 weniger Raum einnehmen, als der verbrauchte O; daher entsteht beim Athmen im abgeschlossenen Raum stets eine Luftverdünnung (die sich jedoch auch dadurch schon erklären lässt, dass die Sauerstoffaufnahme bis zur Erschöpfung des Vorraths fortgesetzt wird, während die Kohlensäureausscheidung bald nachlässt und zuletzt aufhört; vgl. p. 77). — Durch

Arbeit kann die stündliche Sauerstoffaufnahme von 31 grm. (s. oben) auf das fünffache (156 grm. HIRN) gesteigert werden. — Die Stickstoffausscheidung schwankt von 0 bis zu $^1/_{50}$ der Sauerstoffaufnahme (REGNAULT und REISET).

Zur qualitativen Vergleichung der in- und exspirirten Luft genügt die tägliche Erfahrung, dass die ausgehauchte Luft wärmer und feuchter ist, als die gewöhnliche Atmosphäre, und das einfache Experiment, durch eine Röhre in Kalk- oder Barytwasser auszuathmen, wobei eine Trübung von kohlensaurem Kalk oder Baryt entsteht. — Zur quantitativen Vergleichung genügt, da die Zusammensetzung der eingeathmeten Luft bekannt ist (den Kohlensäure- und Wassergehalt entfernt man, indem man die Inspirationsluft vorher durch Schwefelsäure und Kali streichen lässt), die Untersuchung der ausgeathmeten; man exspirirt dazu gewöhnlich in Quecksilbergasometer (ALLEN und PEPYS). Um indess den Gesammtgaswechsel für längere Zeit zu bestimmen, kann man die exspirirte Luft durch Apparate streichen lassen, welche die gebildete Kohlensäure und das Wasser auffangen, so dass beides gewogen werden kann. Hierzu sind Aspirationsvorrichtungen nöthig, z. B. luftleere Räume, (ANDRAL und GAVARRET), ein sich entleerendes Wassergefäss (SCHARLING), oder eine Saugpumpe (PETTENKOFER). Will man den Versuch im Grossen anstellen (wie bei dem PETTENKOFER'schen Apparat, dessen Athmungsraum bequem einem Menschen längere Zeit zum Aufenthalt dienen kann), so genügt es, nur einen Bruchtheil der in- und exspirirten Luft durch die Absorptionsflüssigkeiten streichen zu lassen, vorausgesetzt, dass die Gesammtmengen (durch Gasuhren) beständig gemessen werden. Vollkommner ist die Methode, in einem völlig abgeschlossenen Raume athmen zu lassen, der nur mit einem Sauerstoffbehälter in Verbindung steht; die gebildete Kohlensäure wird durch einen mit Kalilauge gefüllten, sehr vollkommnen Absorptionsapparat fortwährend gebunden, und die dadurch entstehende Verminderung des Luftdrucks saugt fortwährend Sauerstoff ein; am Ende des Versuchs findet man dann die producirte Kohlensäure in der Kalilauge, den schon vorher vorhanden gewesenen und den producirten Stickstoff im Raume; den verbrauchten Sauerstoff findet man aus der Abnahme des zu Anfang im Raume und im Sauerstoffbehälter vorhanden gewesenen Vorraths (REGNAULT und REISET). Will man den Gaswechsel der gesammten äusseren Athmung bestimmen, so muss der Athmungsraum den ganzen Körper aufnehmen; sucht man nur den der Hautathmung, so athmet Mund und Nase durch ein besonderes nach aussen geführtes Rohr; sucht man endlich nur den der Lungen, so besteht der Athmungsraum nur aus einer vor Mund und Nase gebundenen, luftdicht anschliessenden Maske.

Anhang.

Wird auf irgend welche Weise der Zutritt des Sauerstoffs zum Blute abgeschnitten, oder bedeutend vermindert, oder gar der bereits im Blute gebundene Sauerstoff ausgetrieben, so tritt eine Reihe von Erscheinungen ein, welche schliesslich zum Tode führt (Erstickung, Suffocation). Eine Austreibung gebundenen Sauerstoffs aus dem Blute kann geschehen durch Einathmen von Koh-

lenoxydgas (p. 43). Die Umstände, welche, je nachdem sie vollständig oder unvollständig eintreten, die Sauerstoffzufuhr hemmen oder herabsetzen, sind: Sauerstoffmangel im Athmungsmedium (z. B. fortgesetztes Athmen in abgeschlossenem Luftraume; luftleerer Raum, Untertauchen in Wasser); beim Foetus Loslösung der Placenta oder Verschluss der Nabelgefässe vor der Geburt; Unterbrechung der Haut- oder der Lungenathmung: ersteres durch Ueberfirnissen, letzteres durch Verschliessung der luftzuführenden Kanäle (von aussen durch Druck, — Erwürgen, — innen durch krampfhaften Verschluss der Stimmritze [s. unten], Verstopfung durch fremde Körper, Füllung der Bronchien mit krankhaften Producten [Pneumonie]), Zusammensinken der Lungen durch Eindringen von Luft oder Flüssigkeit in die Pleurasäcke (Pneumothorax, pleuritische Exsudate), Zerstörung der Lungen (Tuberculose etc.), Aufhören der Athembewegungen, endlich Verschluss (Embolie) der Lungenarterie. — Die nächste Folge eines plötzlichen Sauerstoffmangels ist eine Beschleunigung und Vertiefung der Athembewegungen unter Beihülfe der accessorischen Muskeln (p. 69. 70), die sog. „Dyspnoe" (p. 74). Vermag diese dem Sauerstoffmangel nicht abzuhelfen, so führt dieser endlich zum Erlöschen der Erregbarkeit der Medulla oblongata, so dass nun trotz des starken Reizes die Athembewegungen wieder nachlassen und aufhören. Ein gewisser Grad von Sauerstoffmangel, vielleicht auch die Anhäufung von Kohlensäure im Blute, wirkt auch auf andere Centralorgane stark erregend, so dass krampfhafte Zuckungen des ganzen Körpers meist mit der Erstickung verbunden sind. Schliesslich erfolgt der Tod. In der Leiche fehlt der Unterschied zwischen arteriellem und venösem Blut; alles Blut ist dunkel schwarzroth (nur bei Kohlenoxydgaswirkung nicht, p. 43); abscheidbarer Sauerstoff ist nicht vorhanden, dagegen viel freie Kohlensäure (jedoch nicht soviel als dem Sauerstoffminus entspricht); der Gehalt an gebundener Kohlensäure und an Stickstoff ist unverändert (SETSCHENOW); zwischen der Kohlensäurespannung der Lungenluft und der des Blutes besteht ein beträchtlicher Unterschied (s. darüber p. 77). — Besteht der Sauerstoffmangel dagegen lange Zeit in mässigem Grade fort, z. B. bei partieller Lungenzerstörung, einseitigem Pneumothorax, so erfolgt eine Accommodation des Sauerstoffverbrauchs an die Zufuhr; es werden die mit Oxydationen verbundenen Leistungen entsprechend vermindert (der Körper kühler, schlaffer), die Athembewegungen etwas frequenter; der be-

stehende Sauerstoffmangel macht sich durch dunklere Färbung des Blutes kenntlich, welche an den Lippen und anderen Schleimhäuten durch bläuliche Färbung (Cyanose) sich kund giebt.

Hiernach ist der Einfluss der Einathmung verschiedener Gasarten leicht verständlich. Dauernd dem Athembedürfniss des Körpers genügen kann nur Sauerstoff für sich oder mit anderen unschädlichen („indifferenten") Gasen wie Stickstoff oder Wasserstoff gemischt. Ausserdem kann der Sauerstoff noch längere Zeit vertreten werden durch Stickstoffoxydulgas, welches jedoch einen rauschähnlichen Zustand erzeugt („Lustgas" H. Davy). Indifferente Gase, d. h. solche, welche mit Sauerstoff (resp. Stickstoffoxydul) gemischt ohne Schaden geathmet werden können, für sich aber die Athmung nicht unterhalten sind: Wasserstoff, Stickstoff, in gewissem Grade auch Kohlensäure. — Reizende Gase, d. h. solche, welche im Respirationsmedium in erheblichen Mengen ohne Schaden nicht enthalten sein dürfen, weil sie eingeathmet reflectorisch krampfhaften Verschluss der Stimmritze bewirken (p. 75), sind: Ozon, Chlor, Jod, Brom, Chlorwasserstoff, schweflige Säure, salpetrige Säure, Fluorwasserstoff, Ammoniak und viele andere. — Giftige Gase, welche ohne Stimmritzenkrampf eingeathmet werden können, aber dann schädliche Wirkungen entfalten, sind: Kohlenoxyd (p. 81), Schwefelwasserstoff, Arsenwasserstoff, Cyanwasserstoff, Kohlenwasserstoffe, Kohlensäure, u. s. w. Die Kohlensäure muss hierher gerechnet werden, weil sie in Mischungen von genügendem Sauerstoffgehalt gewisse schädliche Allgemeinwirkungen ausübt; auch könnte man sie zu den reizenden Gasen zählen, weil sie etwas Stimmritzenkrampf bewirkt.

VIERTES CAPITEL.

Ausgaben aus dem Blute, Absonderung.

Als „Absonderung“ (Secretion) im weiteren Sinne bezeichnet man sämmtliche Vorgänge, bei welchen Stoffe unverändert oder verändert das Blut verlassen; auch bezeichnet man als Absonderungen (Secrete) die durch diese Vorgänge gelieferten Producte. — Die letzteren kann man in zwei Abtheilungen bringen, nämlich:

1. Die aus dem Blute abstammenden, frei auf innere oder äussere Oberflächen ergossenen Flüssigkeiten oder Gase. Die auf innere Flächen (in Hohlräume, Canäle) ergossenen, die „Secrete im engeren Sinne“, dienen hier besonderen Verrichtungen (z. B. der Verdauung), und werden zum grössten Theil, mehr oder weniger verändert, wieder in's Blut aufgenommen, — die äusseren dagegen (die sog. Excrete) sind für den Körper verloren, obwohl einige derselben (z. B. Talg, Schweiss) auch auf der Oberfläche noch gewisse Dienste leisten.

Offenbar ist für den Absonderungsprocess selbst kein Unterschied zwischen Secret und Excret vorhanden; und überhaupt ist die Bestimmung für eine innere oder äussere Oberfläche kein fundamentaler Unterschied. Will man eine scharfe Trennung zwischen Se- und Excreten beibehalten, so nennt man am besten die Stoffe Excretionsstoffe, welche im Körper nicht weiter verwendet werden können und deren Verbleiben im Organismus schädliche Wirkungen äussern würde. Hierher gehören namentlich gewisse Endproducte der Oxydationsprocesse, nämlich Kohlensäure, Harnstoff, Stickstoff, u. s. w. Als Excrete würde man dann hauptsächlich die respiratorische und die Harnabsonderung zu betrachten haben. — Häufig werden alle den Organismus verlassenden Stoffe ohne Rücksicht auf ihren Ursprung Excrete genannt. Es kommen dann zu den hier genannten noch folgende,

in ihrem wesentlichen Theile nicht oder nicht direct vom Blute abstammende, hinzu: 1. Der Koth, d. h. die unverdaulichen Theile der Nahrung, gemengt mit den nicht wieder in's Blut zurückkehrenden Bestandtheilen der Verdauungssecrete; 2. die Hornabstossung (Epidermis-, Haar- und Nägelverlust); 3. Eier und Saamen.

2. Die aus dem Blute abstammenden, in die Körpergewebe ergossenen und diese durchtränkenden Flüssigkeiten, die „Parenchymsäfte," Muskelsaft, Bindegewebssaft, etc.

Insofern auch die festen Bestandtheile der Gewebe (Zellen, Fasern, etc.) ihr Material aus den Parenchymsäften, also mittelbar aus dem Blute beziehen, kann jeder Körperbestandtheil als Absonderung aus dem Blute aufgefasst werden. Doch ist der letzterwähnte Vorgang so in Dunkel gehüllt, dass er hier noch unerörtert bleiben muss; auch die Absonderung der noch wenig bekannten Parenchymsäfte kann hier nur im Allgemeinen berührt werden.

I. ABSONDERUNG IM ALLGEMEINEN.

1. Physicalische Vorgänge.

Alle flüssigen Ausscheidungen aus dem Blute geschehen durch die geschlossene Gefässwand der Capillaren hindurch. (Die einzige normale Ausscheidung aus offner Gefässwand ist, wie es scheint, die Menstrualblutung).

Die physicalischen Kräfte, welche Flüssigkeiten durch Membranen hindurchtreiben können, sind: die Filtration und die Diffusion.

Filtration nennt man das Durchtreten einer Flüssigkeit durch die Poren (die gröberen, nicht die wesentlichen, physicalischen, intermoleculären) eines Körpers, z. B. einer Membran, unter dem Einfluss eines Druckes. Wie beim gewöhnlichen „Filtriren" die Schwere, so kann die Spannung des Blutes in den Gefässen gewisse oder sämmtliche flüssige Blutbestandtheile nach aussen durchpressen, da die Spannung der die Capillaren umgebenden (Parenchym-) Flüssigkeiten meist geringer ist, als der Blutdruck. Die Menge der filtrirten Flüssigkeit nimmt zu mit der Grösse jenes Spannungsunterschiedes; dieser wird aber vergrössert: 1. durch Herabsetzung der Spannung in der Umgebung der Capillaren, also durch Entziehung von Parenchymflüssigkeit, durch locale Aufhebung des Luftdrucks (Aufsetzen von Schröpfköpfen); 2. durch Erhöhung des Drucks in den Capillaren; diese geschieht durch die p. 59 angedeuteten Einflüsse, nämlich: a. durch Erhöhung des allgemeinen Blutdrucks, b. durch Erweiterung der zuführenden Arterien, d. h. durch Erschlaffung ihrer Circularmuskeln, hervorgebracht durch Wärme oder durch Nachlass der Erregung in den vasomotorischen Nerven. — Die umgekehrten Einflüsse, also: Verminderung des Blutdrucks, Kälte, Reizung der vasomotorischen Nerven, müssen die Filtration herabsetzen. So erklärt sich zum Theil die Einwirkung der Nerven auf die Absonderung. — Was die Beschaffenheit der filtrirten Flüssigkeiten betrifft, so gehen ächte Lösungen unverändert durch; unächte dagegen, d. h. blosse Quellungen (z. B. Eiweiss-,

Stärke-, Gummilösungen), lassen von dem gequollenen Stoffe nur einen von dem Filtrationsdruck abhängigen Theil, bei sehr geringem Druck gar nichts hindurch. Filtrirendes Blut wird daher bei geringem Druck nur seine ächt gelösten Theile (Wasser, Salze, Zucker, etc.), bei höherem auch kleinere oder grössere Mengen von Eiweiss und fibrinogener Substanz durchtreten lassen.

Diffusion (genauer hier: Hydrodiffusion, Endosmose) ist der Verkehr von Flüssigkeiten durch Membranen hindurch, unabhängig von jedem Druckunterschiede, oft sogar dem hydrostatischen Druck entgegenwirkend. (Auch structurlose Membranen, die also nur die wesentlichen, physicalichen Poren besitzen, sind dazu geeignet). Zur Diffusion gehören aber stets zwei Flüssigkeiten, während zur Filtration nur auf einer Seite der Membran Flüssigkeit vorhanden zu sein braucht (auf der andern kann Luft oder leerer Raum sein); ferner gehören zur Diffusion verschiedene Flüssigkeiten, während Filtration auch zwischen gleichartigen, nur unter verschiedenem Druck stehenden Flüssigkeiten statt finden kann. — Die Grundbedingung für die Diffusion ist, dass sich die Membran gleichzeitig mit den Bestandtheilen beider Flüssigkeiten durchtränke (imbibire); das Ziel des Diffusionsvorganges ist die völlige chemische Ausgleichung der beiderseitigen Flüssigkeiten. Die beiden hierzu nöthigen, entgegengesetzt gerichteten Flüssigkeitsströme sind jedoch nicht gleich stark, sondern sie bestimmen sich gegenseitig so, dass für jede in einer Richtung hinüberwandernde Quantität eines gelösten Stoffes eine bestimmte Quantität des Lösungsmittels (im Organismus stets Wasser) in der entgegengesetzten Richtung hinüberwandern muss. Das Verhältniss dieser Quantitäten, oder: die Wassermenge, die für eine = 1 gesetzte Menge eines gelösten Stoffes übergehen muss, heisst das endosmotische Aequivalent des Stoffes. Das endosmotische Aequivalent steht im Allgemeinen im umgekehrten Verhältniss zu dem Wasseranziehungsvermögen der Stoffe, ist daher bei leicht löslichen, bes. hygroscopischen Salzen (z. B. Kochsalz) am kleinsten; bei Stoffen, die keine wahren Lösungen bilden („Colloïdsubstanzen" Graham, z. B. Eiweiss, Gummi) ist es ausserordentlich gross; Eiweiss diffundirt daher sehr schwer, weil für eine geringe Eiweissmenge schon enorme Wassermengen in entgegengesetzter Richtung übergehen müssen.

Offenbar werden bei den meisten Secretionsprocessen sowohl Filtration als Diffusion betheiligt sein, weil das Blut überall von chemisch differenten, und zugleich unter niedrigerem Druck stehenden Flüssigkeiten umgeben ist.

Die blossen physicalischen Vorgänge (Filtration und Diffusion) können natürlich nur Flüssigkeiten liefern, welche die Bestandtheile der Blutflüssigkeit, wenn auch in anderen Mengen, enthalten. Solcher Absonderungen, sog. „Transsudate," finden sich nur wenige, namentlich Höhlenflüssigkeiten (Liquor pericardii, peritonei, pleurae, ventriculorum cerebri etc.). Ihre Bestandtheile sind: Wasser, Salze, Zucker, verschiedene Mengen von Eiweiss, fibrinogener, zuweilen auch fibrinoplastischer Substanz. Das Dasein der fibrinogenen Substanz erkennt man an dem Eintritt der Ge-

rinnung auf Zusatz von fibrinoplastischen Substanzen (z. B. ausgepresstem Blute, p. 41); enthalten die Transsudate fibrinoplastische Substanz, so gerinnen sie nach der Entleerung spontan, jedoch meist sehr langsam, wegen der geringen Menge des fibrinoplastischen Körpers.

In neuerer Zeit ist es wahrscheinlicher geworden, dass diese Höhlenflüssigkeiten, wenigstens zum Theil als Lymphe (Cap. V.) zu betrachten sind, da man in ihnen Lymphzellen findet und ferner directe Communication der Höhlen mit Lymphgefässen ermittelt sind (v. Recklinghausen).

Chemische Vorgänge.

Die meisten Absonderungen enthalten dagegen ausser den Blutbestandtheilen noch andere („specifische"), zu deren Bildung die physicalischen Vorgänge nicht führen können. Man muss daher gewisse chemische Umsetzungen in den transsudirten Flüssigkeiten annehmen, deren Sitz, oder wenigstens Impuls, höchst wahrscheinlich in den Zellen zu suchen ist, mit denen die Absonderungen in Berührung kommen, d. h. in den Gewebszellen bei den Parenchymsäften, in den Drüsenzellen bei den freien Secreten. Der Character jener Umsetzungen ist, soweit ermittelt, überall ein oxydativer, und man findet in den Secreten und den Parenchymsäften alle Oxydationsproducte der Stickstoffreihe (z. B. Syntonin, Leim, Chondrin, Mucin, Horn, Glycin, Kreatin, u. s. w. bis zum Harnstoff), der Kohlenhydrate (Zucker, Milchsäure, etc.) und der Fette (Fettsäuren, Gallensäuren, etc.) Dass eben diese Oxydationen zugleich die Grundlage aller Leistungen des Organismus (Wärme, Arbeit, u. s. w.) sind, ist bereits in der Einleitung angedeutet, und wird im 2. Abschnitt weiter ausgeführt werden; die Wärmebildung bei der Absonderung ist in den Speicheldrüsen direct nachgewiesen (Ludwig). — Zwischen Parenchymsäften und freien Secreten scheint daher kein weiterer Unterschied zu sein, als dass jene in einem dichten Zellennetz eingeschlossen bleiben, diese aber eine dünne Zellenlage (in den Drüsen) passiren und ihre Stelle verlassen. Von einigen Secreten (Hauttalg, Milch) ist es bewiesen, von anderen (Schleim) wahrscheinlich, bei den übrigen aber möglich, dass die specifischen Bestandtheile derselben von den zerfallenden Zellen selbst herrühren, und dem blossen Transsudate sich beimischen.

Nerveneinfluss.

Bei allen Absonderungen vermuthlich, bei vielen nachweisbar, findet ein Einfluss des Nervensystems statt, theils quantitativer

theils qualitativer Art. Für manche dieser Einwirkungen genügt die Annahme vasomotorischen Einflusses (s. p. 84), für viele aber genügt sie nicht, theils weil sie in entgegengesetztem Sinne wirken (Vermehrung des Secrets auf Nervenreizung), theils weil der Druck der abgesonderten Flüssigkeit (wenn man ihren Abfluss hindert) bei Reizung des Nerven höher steigen kann, als der Blutdruck, eine blosse Filtration also (auf welche doch allein vasomotorische Nerven einwirken könnten) undenkbar ist (LUDWIG). Für diese kennt man noch keine Erklärung; möglicherweise wird durch den Nerveneinfluss der Oxydationsprocess direct regulirt, wie man nach Analogie der Vorgänge in den Muskeln vermuthen darf.

Da nach dem oben Erörterten die Entstehung der specifischen Secretbestandtheile mit einer Oxydation verbunden ist, so muss bei reichlichem Auftreten jener Bestandtheile auch viel Sauerstoff im Absonderungsorgane verbraucht werden (s. p. 78), das von ihm kommende Venenblut daher sehr dunkel sein; dies bestätigt die Beobachtung (BERNARD).

Absonderungsorgane.

Die freien Secrete werden von besonderen Absonderungsorganen geliefert. Das einfachste Absonderungsorgan ist eine mit Blutcapillaren versehene Membran, welche mit einer Zellschicht (Epithel) bedeckt ist; ferner besitzen alle Absonderungsorgane Nerven, deren Endigungsweise unbekannt ist. Solche einfache absondernde Flächen dienen zur Secretion der Höhlenflüssigkeiten; es sind die serösen Häute (Peritoneum, Pericardium, etc.), die Synovialhäute, Schleimbeutel und Sehnenscheiden. Die meisten Secrete aber erfordern eine grössere Oberfläche, als eine einfache glatte Membran bietet; hier wird die absondernde Fläche durch eine einfache oder verzweigte Einstülpung der Fläche, auf welche sich das Secret ergiesst, (Schleimhaut, äussere Haut) gebildet; die einzelnen Schichten dieser Fläche setzen sich in die Einstülpung hinein fort, also aussen die bindegewebige, gefässhaltige, oft mit Muskelfasern versehene Grundlage, innen das Epithel, dessen Zellen häufig in der Tiefe der Einstülpung in andersgestaltete, specifische Absonderungszellen übergehen. Eine solche eingestülpte secernirende Fläche bildet eine Drüse. Das aus den Gefässen kommende Transsudat muss also erst die Zellschicht durchdringen, um als Secret in den Hohlraum der Drüse und von hier auf die

Fläche, deren Einstülpung die Drüse ist, zu gelangen. — Auch eine andere Art von Oberflächenvergrösserung, nämlich durch Ausstülpung (Zotten), findet sich in einem Secretionsorgan, nämlich in den Synovialhäuten.

Sind die Drüseneinstülpungen verzweigt, so nennt man die Drüse „zusammengesetzt“; sind sie oder ihre Zweige röhrenförmig, so heissen die Drüsen tubulös (Schweiss-, Laab-Drüsen, Nieren, Hoden etc.); sind sie bläschenförmig, — acinös (Schleim-, Talg-, Speicheldrüsen, etc.). Bei den zusammengesetzten Drüsen heisst der mit der Oberfläche, auf welche die Drüse mündet, unmittelbar zusammenhängende, canalförmige Theil, der Eingang der Einstülpung: Ausführungsgang; häufig enthält er Erweiterungen, die als Reservoirs für das fertige Secret dienen (Harnblase, Saamenblasen), oder er hängt mit wandständigen Reservoirs durch Canäle zusammen (Gallenblase). — Die sog. Drüsen ohne Ausführungsgang“ (Milz, Lymphdrüsen, Follikel, Nebennieren, Thymus, Schilddrüse) sind keine Absonderungsorgane, und werden im 5. und 6. Capitel besprochen.

II. DIE EINZELNEN ABSONDERUNGEN.

A. Parenchymsäfte.

Die Methoden, sich Parenchymsäfte zu verschaffen, sind zu unvollkommen, um sie in ihrer ursprünglichen Zusammensetzung in genügender Menge zu liefern. Sie bestehen darin, entweder das möglichst vom Blut befreite Gewebe auszupressen, oder durch verschiedene Lösungsmittel (Aether, Alkohol, Wasser, Säuren) nach einander einzelne Bestandtheile zu extrahiren. — Die Kenntnisse über die Zusammensetzung und namentlich über die Bildung der Parenchymsäfte sind daher höchst mangelhaft. In vielen Fällen weiss man nicht, ob die durch die oben erwähnten Methoden aus einem Gewebe erhaltenen specifischen Stoffe dessen flüssigen oder geformten Elementen angehören. Ueber die Entstehung der Parenchymsäfte kann man nur vermuthen, dass durch die Zellen des Gewebes in dem von den Blutgefässen gelieferten Transsudate durch Oxydationsprocesse, vielleicht unter dem Einflusse besonderer (trophischer) Nerven (s. Cap. XI.) die specifischen Bestandtheile (Leim, Syntonin, Fette, etc.) entstehen; ferner vermuthet man, dass die Transsudate in einem gewissen Ueberschuss geliefert werden, welcher durch Wiederaufsaugung mittels der Lymphgefässe wieder ausgeglichen wird (s. Cap. V.). Die gebildeten specifischen Stoffe sind zum Theil unlöslich und werden dann Formelemente. Ein Unlöslichwerden unorganischer Transsudatbe-

standtheile findet in grossem Maassstabe in den Knochen statt, welche im entwickelten Zustande 50—70% unlösliche Salze („Knochenerden") enthalten (in 100 Th. Knochenerde: 85,7 phosphorsauren Kalk, 9,1 kohlensauren Kalk, 3,0 Fluorcalcium, 1,7 phosphorsaure Magnesia, — HEINTZ).

Die einzelnen Parenchymsäfte können hier nicht betrachtet werden, weil zu wenig Feststehendes ermittelt ist. Die des Muskel- und Nervengewebes kommen im 2. und 3. Abschnitt gesondert zur Sprache.

B. Höhlenflüssigkeiten.

Die Absonderung derselben geschieht nicht durch Drüsen, sondern durch die die Höhlen auskleidenden, mit einer einfachen Zellschicht bedeckten Häute („seröse Häute," etc.) Zum grössten Theil sind sie blosse Transsudate, über deren allgemeine Bestandtheile das Wesentliche bereits p. 85 erwähnt ist; die Mengenverhältnisse der letzteren sind äusserst mannigfaltig, die quantitativen Analysen können hier nicht aufgeführt werden. — Als blosse Transsudate können, wie es scheint, betrachtet werden: Liquor pericardii, pleurae, peritonei, cerebro-spinalis, Humor aqueus, vielleicht auch Liquor amnii und allantoïdis (4. Abschn.).

Folgende Höhlenflüssigkeiten haben specifische Bestandtheile:

1. Gelenkschmiere, Synovia; sie enthält ausser den Transsudatbestandtheilen noch Mucin (0,2—0,6%) und Fett (0,06—0,08%); man findet in ihr zahlreiche abgestossene Epithelzellen.

2. Schleimbeutel- und Sehnenscheidenflüssigkeit; sie enthalten einen noch nicht erforschten gallertartigen Stoff.

In welcher Weise die Höhlenflüssigkeiten verbraucht und wieder ersetzt werden, ist unbekannt.

C. Drüsen-Absonderungen.

1. Absonderungen für den Verdauungscanal.

1. Schleim. Der Schleim wird im Munde, Rachen und Oesophagus von kleinen acinösen, im Magen (besonders in der Nähe des Pylorus) und Darm von einfachen oder einfach zusammengesetzten tubulösen Drüsen secernirt, welche mit dem Epithel ihres Mutterbodens, also erstere mit Platten-, letztere mit Cylinderepithel ausgekleidet sind. — Der Schleim ist eine klare, schlüpfrige, fadenziehende, alkalische Flüssigkeit, eine Quellung von

Mucin, zuweilen auch Albumin, in welcher die gewöhnlichen Blutsalze, namentlich Chlornatrium, gelöst sind. Der Darmschleim enthält ausserdem fermentartige Körper, welche ihm besondere Eigenschaften verleihen, und wird deshalb gesondert als „Darmsaft“ beschrieben. (s. unten). Regelmässig enthält der Schleim Formbestandtheile, nämlich 1. kleine, runde, kernhaltige Zellen, den farblosen Blutkörperchen ähnlich, — sog. Schleimkörperchen, — welche man als junge Epithelzellen der Schleimdrüsen betrachtet; 2. ausgewachsene platte Epithelzellen der Schleimhaut, häufig im natürlichen Zusammenhang, oder Fragmente von solchen. — Die Schlüpfrigkeit des Schleimes macht ihn geeignet, die Reibung des Inhalts an den Wänden des Digestionskanals zu vermindern.

Reinen Schleim kann man (abgesehen vom Darmschleim) nur bei Thieren aus der Mundhöhle gewinnen, nachdem man die Ausführungsgänge sämmtlicher Speicheldrüsen unterbunden hat. Die beigemischten Formbestandtheile lassen vermuthen, dass das Mucin sich nur durch Zerfall von Drüsenzellen dem Schleim beimischt (vgl. unten die Talg- und Milchsecretion). — Ein Nerveneinfluss auf die Schleimsecretion ist noch nicht bekannt.

Da das Mucin nicht resorbirbar ist (Cap. V.), so wird es mit den Faeces ausgeschieden, während die übrigen Schleimbestandtheile möglicherweise wieder zum Theil in's Blut zurückkehren.

2. Speichel. Die drei verschiedenen Speichelarten der Parotis, Submaxillaris und Sublingualis sind sehr wasserreiche, klare, alkalische Secrete von niedrigem specifischen Gewicht (1,004 — 1,009). Ausser den gewöhnlichen Transudatstoffen enthalten sie als specifische Bestandtheile: a. Mucin, am meisten der Sublingualspeichel, weniger der Submaxillarspeichel, am wenigsten der Parotidenspeichel; — b. ein noch nicht isolirtes Ferment, Ptyalin, welches gequollene Stärke (Kleister) bei der Körpertemperatur in Dextrin und Zucker umwandelt; — c. Schwefelcyanverbindungen (Rhodankalium). — Ausserdem enthält der Speichel, wie es scheint namentlich der Sublingualspeichel (DONDERS), Formelemente, welche den Schleimkörperchen sehr ähnlich sind, — Speichelkörperchen; diese Zellen enthalten Körnchen, welche eine lebhafte Molecularbewegung zeigen.

Die Gewinnung der einzelnen Drüsenspeichel geschieht beim Menschen aus pathologischen Speichelfisteln, für die Parotis ausserdem durch Einlegen eines Röhrchens in die Mündung des Ductus Stenonianus (gegenüber dem 2. oder 3. Oberkiefer-Backzahn; bei Thieren durch künstliche Speichelfisteln. — Die Fähig-

keit Stärke in Zucker zu verwandeln kommt jedem einzelnen der menschlichen Drüsenspeichel zu, ganz besonders aber dem gemischten Mundspeichel, welcher in der Mundhöhle durch Zusammenfliessen der Drüsenspeichel und des Mundschleims entsteht. Bei Thieren haben nicht alle Drüsenspeichel diese Eigenschaft, wie denn überhaupt die verschiedenen Speicheldrüsen je nach der Nahrung bei den einzelnen Thieren verschieden entwickelt sind. Die Zuckerbildung geht sehr schnell vor sich, und wird durch mässige Ansäurung nicht gestört, was für die Verdauung von Wichtigkeit ist. — Ausserdem wandelt der Speichel Salicin bei 40°C. in Saligenin und Zucker um (Frerichs & Stædeler). — Das Rhodankalium, nachweisbar durch die blutrothe Färbung bei Zusatz von Eisenchlorid, ist kein constanter, vielleicht ein abnormer Speichelbestandtheil und findet sich am häufigsten im Mundspeichel, bes. wenn krankhafte Processe (Zahncaries) im Munde stattfinden.

Die Absonderung des Speichels steht nachweisbar unter Nerveneinfluss, welcher hier besser als bei allen übrigen Secretionen erforscht ist. Ohne diesen steht die Secretion völlig still (C. G. Mitscherlich, Ludwig). Im Leben geschieht die Erregung der secretorischen Nerven wie es scheint stets entweder reflectorisch nach Erregung der sensiblen und Geschmacksnerven der Mundhöhle oder (bes. Parotis, Bernard) combinirt mit (willkürlicher) Erregung der Nerven für die Kaumuskeln. Es wird also Speichel abgesondert bei Reizung der Mundhöhle durch schmeckende Substanzen oder mechanische, chemische, thermische, electrische Reize und ferner bei Kaubewegung. Die centripetalen Nerven, welche, erregt, reflectorisch die Secretion einleiten, verlaufen im Trigeminus und Glossopharyngeus. Die secretorischen Nerven verlaufen in den Bahnen des Trigeminus, Facialis und Sympathicus.

Unter den secretorischen Nerven sind zwei Gattungen zu unterscheiden (Bernard, Eckhard), welche nicht nur verschiedene Arten von Speichel liefern, sondern auch vasomotorisch in verschiedener Weise einwirken, ohne dass es jedoch gelingt, den ersten Einfluss durch den zweiten zu erklären. Die erste Nervengattung wirkt verengend auf die zur Drüse führenden Gefässe, so dass das Blut spärlich und sehr dunkel in die Venen gelangt; die Reizung derselben liefert zugleich einen spärlichen, an specifischen Bestandtheilen, namentlich Schleim, sehr reichen, daher äusserst zähen, fast gallertartigen Speichel. Die zweite Nervengattung scheint die zuführenden Gefässe zu erweitern, denn bei ihrer Erregung fliesst das Blut sehr reichlich in die Venen, so dass diese pulsiren (s. p. 64), und mit hellrother, fast arterieller Farbe; zugleich ist der copiös secernirte Speichel arm an specifischen Bestandtheilen, sehr dünnflüssig. Die Nerven der ersten Gattung

verlaufen für alle Speicheldrüsen im Sympathicus, die der zweiten theils im Facialis, theils im Trigeminus; für die Parotis durch den N. petrosus superficialis minor, das Gangl. oticum und den Auriculo-temporalis, für die Submaxillaris und Sublingualis durch die Chorda tympani zum Lingualis, von hier bald wieder abtretend zum Ganglion submaxillare, von hier zur Drüse. (Das Stück des Lingualis, welches zugleich die hier erwähnten Fasern enthält, heisst Truncus tympanico-lingualis.)

Gesetzt auch, es liesse sich der verschiedene Mucingehalt der beiden Speichelarten durch ihre verschiedene Quantität erklären, so dass der unter hohem Druck secernirte, daher reichliche Trigeminus-Speichel in der Zeiteinheit gleichviel specifische Stoffe aus der Drüse entnähme, als der spärlichere Sympathicus-Speichel (Bernard), so würde doch der vasomotorische Einfluss nicht zur Erklärung der Secretion genügen, da der Druck in dem Drüsenlumen höher steigen kann als der Blutdruck (vgl. p. 87), und da die Secretion auch noch nach Aufhören des Blutstroms in der Drüse durch Nervenreizung hervorgerufen wird (Ludwig). Es müssen also andere, noch unbekannte Mechanismen zu Grunde liegen. — Die Temperatur der Speicheldrüsen kann durch die Secretion um 1,5°C. gesteigert werden (Ludwig); ob die Sympathicusreizung eine grössere Temperatur-Erhöhung herbeiführt, als die Trigeminus-Reizung, ist nicht untersucht. Eine solche Untersuchung würde vielleicht andeuten, ob bei jener mehr Sauerstoff in der Drüse verbraucht wird, als bei der letzteren.

Die reflectorisch erregte Speichelabsonderung liefert stets den dünnflüssigen (Trigeminus-) Speichel. Das Centralorgan, in welchem der Reflex (zunächst auf die Submaxillardrüse) stattfindet, ist für die Geschmacksreizung wahrscheinlich das Gehirn, für andere auf die Mundschleimhaut wirkende Reize aber das Ganglion submaxillare; denn nach Durchschneidung des Truncus tympanico-lingualis wirken die ersteren nicht mehr, wohl aber die letzteren. Man muss also annehmen, dass das Ganglion submaxillare secretorische Centralorgane enthält, welche zu reflectirter Thätigkeit erregt werden können, durch Fasern, welche von der Zunge her in den Lingualis treten, von diesem aber wieder zum Ganglion abgehen; während die vom Gehirn her (hier reflectorisch durch die Geschmacksnerven erregten) durch Facialis, Chorda und Tympanico-lingualis zum Ganglion gelangenden dasselbe vermuthlich nur durchsetzen (Bernard).

Ausserdem wird noch angegeben (Bernard), dass bei Zerschneidung des Gangl. submaxillare mit Schonung der vom Tympanico-lingualis durchtretenden Fasern, eine continuirliche Secretion eintritt, die nun nur durch Geschmacksreize verstärkt werden kann; ferner trete eine continuirliche Secretion ein, wenn der Truncus tympanico-lingualis vor längerer Zeit durchschnitten ist; jetzt kön-

nen nur noch die sympathischen Fasern die Secretion (in der oben angegebenen Weise) modificiren. Eine Erklärung für den Eintritt continuirlicher Secretion nach Nervendurchschneidung, welche vermuthlich in der Annahme von Hemmungsnerven gesucht werden muss, fehlt noch vollständig.

Die in 24 Stunden secernirte Speichelmenge wird sehr verschieden geschätzt ($^1/_2$—2 Kgrm.). Die flüssigen Bestandtheile des Speichels werden vermuthlich mit Ausnahme des Mucins grossentheils im Verdauungskanale wieder resorbirt (s. Cap. V.).

3. Magensaft, das Secret der die Magenschleimhaut (bis auf die Pylorusgegend, wo die Schleimdrüsen vorwiegen) dicht gedrängt erfüllenden Laabdrüsen, tubulöse in der Tiefe ausgebuchtete und (bis auf das kurze mit Cylinderepithel ausgekleidete Mündungsstück) mit runden grossen Secretionszellen — Laabzellen — erfüllte Drüsen. — Der Magensaft ist eine klare, farblose, saure Flüssigkeit, die sich im Magen mit dem Magenschleim mischt. Ihre specifischen Bestandtheile sind: a. freie Salzsäure; diese kann, ohne die Wirkung des Magensaftes zu beeinträchtigen, durch Milchsäure ersetzt werden, welche sich stets bei der Verdauung im Magen bildet (Cap. V.); — b. ein eiweisskörperlösendes Ferment (p. 25), das Pepsin. — Das Pepsin hat die Eigenschaft, geronnene Eiweisskörper, welche durch irgend eine verdünnte Säure (z. B. die Salzsäure des Magensaftes oder auch durch Milchsäure etc.) aufgequollen sind, bei der Körpertemperatur schnell zu lösen; die Lösung erfolgt am schnellsten bei einem Säuregrad, welcher am schnellsten aufquellend wirkt (z. B. für Ochsenfibrin 0,8—1 grm. Cl H im Liter, Brücke); bei gleichem Säuregrad aber um so schneller, je mehr Pepsin vorhanden ist, bis zu einem gewissen Maximalgehalt, über welchen hinaus die Lösung nicht mehr beschleunigt wird. — Die Veränderungen, welche die Eiweisskörper durch die Lösung erfahren, sind noch wenig bekannt. In der ersten Zeit scheinen sie noch ziemlich ihre ursprünglichen Eigenschaften zu behalten; sie sind durch Hitze (vorausgesetzt, dass sie nicht vor der Einwirkung des Magensafts durch Hitze coagulirt waren, in welchem Falle das Aufquellen und die Lösung überhaupt langsamer geschieht), ferner durch Neutralisation mit Alkalien, fällbar; nach längerer Zeit aber (welche bei der natürlichen Verdauung kaum erreicht wird) verlieren sie die Eigenschaft durch Hitze, Alkohol, Mineralsäuren und gewisse Metallsalze gefällt zu werden, und heissen in diesem Zustande „Peptone." Die Peptone sollen ferner ein weit geringe-

res endosmotisches Aequivalent haben, als gewöhnliche Eiweisskörperlösungen (FUNKE). Auch gelöste Eiweisskörper sollen durch Magensaft dieselbe Umwandlung erleiden. Ferner wird auch Leim durch Magensaft gelöst, wie es scheint aber ohne Mitwirkung des Pepsins, nur durch die Säure (MULDER). — Die Wirkungsfähigkeit des Magensaftes wird durch die Einflüsse aufgehoben, welche überhaupt den Fermenten ihre Wirksamkeit nehmen (Kochen, concentrirte Säuren, viele Metallsalze, starker Alkohol, u. s. w.). Concentrirte Salzlösungen verzögern die Auflösung, indem sie die Quellung des Eiweisskörpers verhindern; ebenso wird die Lösung verzögert, wenn man durch Einschnüren des Gerinnsels dessen Quellung verhindert. Auch die Galle verhindert die Auflösung (abgesehen von der Neutralisation der Säure) dadurch, dass sie die Eiweisskörper zum Schrumpfen bringt (BRÜCKE). — Neutrale Eiweisskörperlösungen werden durch die Säure des Magensaftes vor der Auflösung gefällt, z. B. das Kalialbuminat (Casein, p. 22) der Milch. — Vgl. auch das 5. Capitel.

Natürlichen Magensaft gewinnt man aus pathologischen oder bei Thieren aus künstlich angelegten Magenfisteln; ferner auch dadurch, dass man Schwämme, die an Fäden befestigt sind, verschlucken lässt und nach einiger Zeit wieder herauszieht. Künstlichen Magensaft bereitet man durch Infundiren frischer oder getrockneter Magenschleimhäute mit Wasser und Zusatz von Salzsäure (0,1 %), oder auch durch Auflösung von rein dargestelltem Pepsin (über die Methode s. p. 26) in Wasser und Säure. — Die Salzsäure kann ausser durch Milchsäure (welche bei gleicher Menge schwächer wirkt), auch durch Oxalsäure, Phosphorsäure, Essigsäure mit abnehmender Wirksamkeit ersetzt werden. — Nach einer Hypothese ist das Pepsin im natürlichen Magensaft mit der Salzsäure gepaart („Chlorpepsinwasserstoffsäure" C. SCHMIDT).

Ueber die Absonderung des Magensaftes ist Folgendes bekannt (BRÜCKE): Das Pepsin wird in den Laabzellen gebildet, aus welchen es durch Wasser in neutraler Lösung erhalten, viel leichter aber durch verdünnte Salzsäure ausgezogen werden kann. Vermuthlich wird es auch im Leben durch eine saure Flüssigkeit aus den Zellen extrahirt. Trotzdem lässt sich in den Drüsen selbst nur in den wenigsten Fällen saure Reaction nachweisen, während die Magenoberfläche der Schleimhaut mit stark saurem Magensaft bedeckt ist. (Die Reaction lässt sich mit Lacmuspapier prüfen oder [BERNARD] durch Injection von milchsaurem Eisenoxyd und Ferrocyankalium in's Blut; es bildet sich dann im Körper nur da eine blaue Färbung von Berlinerblau, wo saure Reaction herrscht; hier also findet sich die Schleimhautoberfläche

blau, die Drüsenschicht aber nicht). Dennoch wird die Säure in den Drüsen gebildet; denn wenn man die Schleimhautoberfläche durch Magnesia usta neutralisirt, dann die Schleimhaut mit Wasser zerreibt und stehen lässt, so findet sich nach längerer Zeit wieder saure Reaction. Auch fand sich in der Schleimhaut ein Metalloxyde reducirender Körper (Zucker?), dem man leicht Milchsäurebildung zuschreiben kann. Man muss also annehmen, dass die Laabdrüsen das Pepsin und eine Säure bilden, letztere aber (mit Pepsin beladen) sofort an die Oberfläche entleeren; die Kräfte, welche dies bewirken, sind räthselhaft, ebenso die Entstehung freier Salzsäure, da man kaum annehmen kann, dass sie etwa durch Milchsäure aus einem Salze verdrängt wird (vielleicht aus Chlorcalcium, SMITH); man ist geneigt, hypothetisch beides einem electrolytischen Vorgange unter dem Einfluss der Nerven zuzuschreiben (BRÜCKE).

Auch die Secretion des Magensaftes scheint nur unter nervösen Einflüssen, ebenfalls reflectorisch (vgl. Speichel), zu erfolgen. Sie stockt, wenn der Magen leer ist, tritt aber ein, wenn er mit mechanisch reizenden Stoffen (Nahrung) erfüllt ist, wahrscheinlich auch bei Reizung der Mundschleimhaut. Die Secretion ist unabhängig von der Integrität der von Aussen zum Magen tretenden Nerven (Vagi etc.); die Centralorgane eines Theiles der secretorischen Nerven hat man also in den Magenwänden selbst zu suchen (BRÜCKE, RAVITSCH). Mit der Secretion tritt eine Röthung der Schleimhaut, also eine Erweiterung ihrer Gefässe ein.

Der abgesonderte Magensaft wird im Darme vermuthlich grossentheils wieder resorbirt (s. Cap. V.). Man findet daher geringe Mengen von Pepsin in verschiedenen Körperflüssigkeiten, z. B. im Parenchymsaft der Muskeln, im Urin (BRÜCKE). Die Säure des Magensaftes wird durch die alkalischen Darmsecrete neutralisirt. Ueber die secernirten Mengen existiren weder brauchbare Bestimmungen noch Schätzungen.

4. **Galle.** Die Bildung der Galle geschieht in den Inseln (Acini) der **Leber**; jede derselben erhält, wie die Leber im Ganzen, arterielles Blut (durch die Leberarterie) und venöses, aus den Capillaren des Magens, des Darmes, des Pancreas und der Milz stammendes, (durch die Pfortader) zugeführt, und giebt an die Lebervenen venöses Blut ab. Die an der Peripherie des Acinus liegenden Endzweigchen der Pfortader (Vv. interlobulares) und

der Arterie*) sind mit den vom Centrum abgehenden Anfangszweigen der Lebervenen (Vv. intralobulares) durch ein dichtes den Acinus durchflechtendes Capillarnetz verbunden, dessen Maschen die grossen, rundlichen Drüsenzellen der Leber dicht erfüllen. Die Ausführungsgänge (Gallencanälchen) entspringen an der Peripherie der Acini als dünne Kanäle, vereinigen sich im Hilus der Leber zu einem Ausführungsgange (Ductus hepaticus), der nachdem er einen Seitenast (Ductus cysticus) zu einem Reservoir (Gallenblase) abgesandt, als Ductus choledochus in das Duodenum mündet. Das Pfortaderblut, welches bereits ein Capillarsystem durchlaufen hat, und sich nun noch einmal auf einen enormen Gefässquerschnitt vertheilt, muss in den Lebercapillaren ausserordentlich langsam fliessen.

Die Galle ist eine neutrale (bei der Entleerung in den Darm aber, durch beigemischten Schleim, alkalische), meist dickflüssige, bittere Flüssigkeit von gelber, brauner, grüner bis schwarzer Farbe. Ihre specifischen Bestandtheile sind: 1. die Natronsalze zweier gepaarten Säuren (sog. „Gallensäuren"), nämlich: Glycocholsäure (auch „Cholsäure" genannt) und Taurocholsäure (auch „Choleïnsäure"). Erstere ist gepaart aus dem stickstoffhaltigen Glycin (p. 28) und der stickstofflosen Cholalsäure (p. 34); letztere aus dem stickstoff- und schwefelhaltigen Taurin (p. 28) und ebenfalls Cholalsäure; 2. Cholestearin (p. 34), gelöst durch die gallensauren Salze; 3. zwei Farbstoffe: ein gelber, Biliphäin (Cholepyrrhin, Bilifulvin) und ein grüner, Biliverdin (p. 26); 4. geringe Mengen von Fetten und Seifen.

Galle gewinnt man leicht aus der Gallenblase nach dem Tode; während des Lebens bei Thieren durch angelegte Gallenfisteln, die zugleich zur Bestimmung der in bestimmten Zeiten gebildeten Mengen dienen können. — Die Farbe der Galle variirt sehr im physiologischen, noch mehr im pathologischen Zustande und bei verschiedenen Thieren; an der Luft wird gelbe Galle grün; die der Pflanzenfresser ist es bereits in der Blase. — Die beiden Gallensäuren sind in verschiedenen Verhältnissen gemengt; beim Menschen, bei Amphibien und Fischen überwiegt die Taurocholsäure, ebenso bei vielen Säugethieren und Vögeln; bei anderen (z. B. beim Schwein, Känguruh) die Glycocholsäure. Die in den Gallensäuren enthaltene Cholalsäure wird bei verschiedenen Thieren durch verwandte Säuren ersetzt, z. B. durch die Chenocholalsäure $C_{54}H_{44}O_8$ bei der Gans, durch die Hyocholalsäure $C_{50}H_{40}O_8$ beim Schwein, Guanogallen-

*) Nicht alle Zweige der Art. hepatica gehen direct in die Vv. interlob. über, sondern ein Theil erst, nachdem sie das Bindegewebe, die Gallengänge und die grösseren Gefässe mit Blut versorgt haben.

säure im Guano, und die Säuren führen demnach verschiedene Namen (Taurochenocholsäure; Hyoglycocholsäure). Die Gallensäuren sind durch die purpurviolette Farbe erkennbar, welche auf Zusatz von Rohrzucker und Schwefelsäure entsteht (PETTENKOFER). Die Polarisationsebene drehen sie nach rechts, Cholesterin nach links (F. HOPPE). Der gelbe Gallenfarbstoff geht durch Oxydationsmittel in grüne und andere über, zeigt daher bei Zusatz von Salpetersäure, welche etwas salpetrige Säure enthält, an der Grenze ein regenbogenartiges Farbenspiel (GMELIN'sche Probe).

Die Bildung der Galle geschieht fortwährend; wie es scheint wird das Secret ausser der Verdauungszeit durch den Ductus cysticus in die Gallenblase gebracht und hier aufbewahrt, während der Verdauung aber sowohl direct, als aus der Gallenblase in den Darm ergossen. Die Bildung der specifischen Bestandtheile geschieht in den Leberzellen; dass sie nicht einfach aus dem Blute abgeschieden werden, wird dadurch bewiesen, dass sie weder für gewöhnlich, noch bei behinderter Absonderung (nach Exstirpation der Leber) in dem der Leber zuströmenden Blute zu finden sind (dagegen treten sie in's Blut über, wenn der Ausfluss der Galle aus der Leber, etwa durch Verschliessung des Ausführungsganges, behindert ist; es zeigen sich dann Gallenfarbstoff, Cholalsäure, Glyco- und Taurocholsäure [F. HOPPE-SEYLER], im Urin, und ersterer färbt den Harn braun, — Haut und Schleimhäute gelb — Gelbsucht). Von welcher der beiden in die Leber gelangenden Blutarten das Material zur Gallenbereitung vorzugsweise geliefert wird, ist ungewiss; nach den Einen (ORÉ, FRERICHS, u. A.) hebt die Unterbindung oder Obliteration (KOTTMEYER) der Leberarterie die Gallensecretion auf, nicht aber die der Pfortader, neuere Untersuchungen (SCHIFF) gaben ein entgegengesetztes Resultat. Ebenso haben die vergleichenden Untersuchungen des in die Leber gelangenden und aus ihr kommenden Blutes nur ungefähr die Stoffe ermittelt, welche in der Leber zurückgelassen und dort in Gallenbestandtheile umgewandelt werden. Die Untersuchungen des Pfortader- und Lebervenenblutes ergaben, abgesehen von dem Auftreten des Zuckers in letzterem (s. Cap. VI.), dass das Lebervenenblut ärmer an Wasser, Eiweiss, Faserstoff, Fetten, Blutfarbstoff und Salzen (dagegen reicher an Blutkörperchen s. Cap. VI.) ist, als das Pfortaderblut, das namentlich nach der Verdauung sehr reich an Fetten ist (LEHMANN, C. SCHMIDT). Dass lebhafte Oxydation bei der Lebersecretion vorgeht, beweist die hohe Temperatur der Drüse und des Lebervenenblutes; man ist daher geneigt, anzunehmen, dass aus dem Blute der Lebercapillaren Was-

ser, Salze, Eiweisskörper und auf unbekannte Weise Fette und Blutfarbstoff austreten und durch Oxydation aus Eiweisskörpern Glycin, Taurin, Glycogen (?), aus Fetten Cholalsäure, Cholestearin und Zucker (?), aus Blutfarbstoff Gallenfarbstoffe entstehen. Am sichersten nachgewiesen ist die Bildung des Gallenfarbstoffs aus Blutfarbstoff, und zwar: 1. durch die Identität des Biliphaeins (Bilifulvin) mit Hämatoïdin (VIRCHOW, VALENTIN); aus dem Biliphaein entsteht ferner durch Behandlung mit Sauerstoff Biliverdin (HEINTZ); 2. durch das Auftreten von Gallenfarbstoff im Urin, sobald freier Blutfarbstoff im Blute vorhanden ist, z. B. nach Zerstörung von Blutkörperchen durch Wasserinjection (M. HERRMANN), oder durch Injection von gallensauren Salzen (KÜHNE), welche die Blutkörperchen auflösen; (vielleicht geschieht Aehnliches in der Leber; KÜHNE).

Die Entstehung von Cholalsäure und Zucker aus Fetten soll nach verschiedenen Hypothesen so stattfinden, dass das Glycerin den Zucker, die Fettsäure aber die Cholalsäure liefert (vgl. p. 30 und 34), Vorgänge, welche bisher durch Nichts bewiesen sind. — Das in der Leber entstehende Glycin kann sich statt mit Cholalsäure auch mit anderen Säuren, z. B. mit Benzoësäure zu Hippursäure paaren (vgl. p. 35).

Die nicht genau bestimmbare Menge der secernirten Galle schwankt (von LUDWIG nach anderen Angaben berechnet) ungefähr zwischen 160 und 1200 grm. in 24 Stunden; sie ist von der Nahrung in hohem Grade abhängig, wird gesteigert durch Wassertrinken (wobei sie wasserreicher ist), ferner durch Fleischkost, weniger durch Vegetabilien, gar nicht durch Fettgenuss; sehr verringert wird sie beim Hungern. Das Maximum der Secretion fällt mehrere Stunden nach der Nahrungsaufnahme, um so später, je reichlicher die Mahlzeit war (BÉCHAMP). Nervöse Einflüsse auf die Gallenbildung sind noch nicht bekannt.

Auch ungewöhnliche Stoffe finden sich in der Galle, wenn sie in der Nahrung aufgenommen sind; namentlich sollen schwere Metalle in die Leber und Galle übergehen; Kupfer und Blei finden sich ziemlich regelmässig in der Leber.

Die Entfernung der gebildeten Galle aus der Leber geschieht vermuthlich durch das mechanische Nachrücken des Secrets, unterstützt durch die Compression der Leber bei der Inspiration (p. 70; die aus Fisteln ausfliessenden Gallenmengen vermindern sich daher bei der verlangsamten Respiration nach Vagusdurchschneidung, HEIDENHAIN); die Entleerung der Gallenblase aber und der grossen Gallengänge geschieht wahrscheinlich durch eine gleich-

zeitig mit den Darmbewegungen eintretende Contraction ihrer glatten Muskelfasern.

Da Thiere mit Gallenfisteln schnell abmagern, wenn man sie an dem Auflecken der ausfliessenden Galle hindert, so vermuthete man, dass der grösste Theil der Galle im Darme wieder resorbirt werden müsse; weder aber sind die weiteren Schicksale der resorbirten Gallenstoffe bekannt, noch andere Möglichkeiten, welche die Abmagerung nach Entfernung der secernirten Galle erklären können, genügend ausgeschlossen. Dagegen finden sich sämmtliche Gallenstoffe in beträchtlichen Mengen im Koth, nämlich Gallenfarbstoffe, welche den Koth färben, Gallensäuren, Schleim, Cholestearin, u. s. w. Die Gallensäuren erleiden im unteren Theile des Darmrohrs eine Spaltung, namentlich die Taurocholsäure, so dass man in den Faeces Glycocholsäure, Cholalsäure und ferner deren Umsatzproducte, Choloïdinsäure und Dyslysin (p. 34) findet (Hoppe-Seyler). Die Resorption specifischer Gallenbestandtheile ist daher noch zweifelhaft.

Abweichend von allen übrigen Secreten für den Verdauungsapparat hat die Galle für die eigentliche Verdauung (d. h. Vorbereitung der Nahrung für die Resorption) wahrscheinlich keine Bedeutung; eine allenfalls dahin zu zählende Eigenschaft, nämlich: Fette in Emulsion zu bringen, theilt sie mit anderen Secreten, die sie in weit höherem Grade besitzen (pancreatischer Saft, Darmsaft). Ihre physiologische Bedeutung scheint daher mehr der Resorption, und zwar der der Fette (Cap. V.) zu gelten. Galle (und gallensaure Salze) macht nämlich sowohl die Filtration von Fetten durch Membranen unter geringem Druck, als auch die Diffusion zwischen Fetten und wässrigen Lösungen möglich (v. Wistinghausen), wahrscheinlich weil sie als seifenartige Lösung die gleichzeitige Imbibition beider (eine Bedingung der Diffusion, p. 85) gestattet; sie erleichtert ferner den Durchgang von Fetten durch enge (capillare) Röhren. — Auch soll die Galle die Contraction der Zottenmuskelfasern (Cap. V.) anregen (Schiff) und auch dadurch die Fettabsorption befördern. — Ausserdem scheint sie faulige Zersetzung des Darminhalts zu verhindern.

Dem entsprechend sieht man, wenn die Galle durch eine Fistel nach aussen geleitet wird, keine wesentliche Verdauungsstörung, sondern nur 1. Hinderung der Fettaufnahme (Fettgehalt des Kothes, und fettarmen Chylus), 2. ungefärbten, sehr übelriechenden, harten Koth, 3. zuweilen grosse Gefrässigkeit des Thieres; man erklärt sie durch den bedeutenden Verlust an Gallenbestandtheilen, die im Darme

sonst wieder resorbirt werden (s. oben); 4. die mangelnde Fettaufnahme ersetzt das Thier durch vermehrten Genuss von Kohlenhydraten (Cap. VII.).

5. Pancreatischer Saft (Bauchspeichel). Dieser in der acinösen, den Speicheldrüsen sehr ähnlichen Pancreasdrüse abgesonderte Saft ist eine stark alkalische, klare, sehr zähe, farblose, in der Hitze gerinnende Flüssigkeit. Ihre specifischen Bestandtheile sind: 1. mehrere in der Hitze gerinnende Eiweisskörper, welche vom Albumin sich nur wenig unterscheiden und denen man bisher die fermentartigen Eigenschaften des Secrets zuschrieb (Pancreatin). Neuere Untersuchungen (DANILEWSKY) haben indess gezeigt, dass die Fermente des Pancreassecrets besondere Körper sind. — 2. Mehrere von einander trennbare fermentartige Körper: a. ein Stärke in Zucker umwandelnder, b. ein neutrale Fette emulgirender und zerlegender, c. ein geronnene Eiweisskörper ohne vorheriges Aufquellen lösender (DANILEWSKY). 3. Leucin und andere Oxydationsproducte der Eiweissreihe.

Man erhält den pancreatischen Saft durch künstliche Fisteln, und einen künstlichen Pancreassaft durch einen wässrigen Aufguss der Drüsensubstanz.

Die Absonderung des Pancreassaftes geschieht wahrscheinlich nie ohne Nervenreiz (wie die des Speichels); sie ist für gewöhnlich sehr schwach, nimmt aber bei der Verdauung stark zu. Dass auch hier die specifischen Bestandtheile in den Drüsenzellen gebildet werden, zeigt: 1. die Wirksamkeit von Aufgüssen der Drüsensubstanz, 2. das Vorhandensein von Zellenfragmenten im Secret (DONDERS); man kann annehmen, dass auch hier die Bestandtheile durch Zerfall der Zellen frei werden. — Mit der verstärkten Absonderung ist stets auch ein verstärkter Blutzufluss, Röthung der Drüse (BERNARD) verbunden. Man kann also eine vasomotorische Einwirkung der Nerven wie bei den Speicheldrüsen vermuthen.

Die auf die Secretion einwirkenden Nerven sind nicht bekannt; sie scheinen von der Magenschleimhaut aus reflectorisch erregt zu werden, ähnlich wie die der Speicheldrüsen von der Mundschleimhaut (LUDWIG); daher gehen Magensaft- und Pancreassecretion meist Hand in Hand (BIDDER und SCHMIDT). Reizung des centralen Vagusendes bringt die Secretion zum Stillstand (LUDWIG).

Der pancreatische Saft hat, vermöge seines Gehalts an Fermenten drei hervorragende Eigenschaften, die ihn für die Verdauung sehr wichtig machen: 1. Gequollene Stärke wandelt er, noch kräftiger als Mundspeichel, in Dextrin und Zucker um; 2. neu-

trale, flüssige Fette verwandelt er, mit ihnen geschüttelt, schnell in eine feine Emulsion (d. h. er vertheilt sie zu feinen, in der Flüssigkeit suspendirten Tröpfchen); einen Theil davon zersetzt er in ihre Bestandtheile: Glycerin und Fettsäure; letztere verbindet sich mit seinem Alkali zu Seife, der Ueberschuss ruft saure Reaction hervor; 3. geronnene Eiweisskörper wandelt er bei der Körpertemperatur in lösliche Stoffe (Peptone?) um, wie der Magensaft, auch Leim löst er auf. Ein vorhergehendes Aufquellen hindert oder verzögert die Lösung; letztere geschieht von der Peripherie aus, während der Magensaft aushöhlend auflöst.

Die Menge des pancreatischen Saftes lässt sich durch Fisteln nicht genau ermitteln, weil das Pancreas zwei mit einander anastomosirende Ausführungsgänge hat. Von den Schicksalen des Secrets im Darm gilt vermuthlich dasselbe wie vom Speichel und Magensaft.

6. Darmsaft (Darmschleim, Succus entericus), das Secret der im ganzen Darm vorkommenden, tubulösen LIEBERKÜHN'schen Drüsen (die acinösen BRUNNER'schen Drüsen des Duodenum haben im Bau und Secret viel Aehnlichkeit mit dem Pancreas), ist eine klare, zähe, farblose, stark alkalische Flüssigkeit, über deren specifische Bestandtheile und Secretion man nichts Näheres weiss. Der Grund davon ist die Schwierigkeit, grössere Mengen derselben zu erhalten (durch Darmfisteln bei Entziehung der Nahrung, durch Einlegen von Schwämmen, durch Abschluss der übrigen Secrete, die in den Darm sich ergiessen).

Die für die Verdauung wichtigen Eigenschaften des Darmsaftes, welche auf das Vorhandensein eines oder mehrerer Fermente schliessen lassen, sind dieselben wie die des pancreatischen Saftes; doch ist seine Wirkung auf Stärke und Fette viel geringer als die des Bauchspeichels, die lösende Wirkung auf geronnene Eiweisskörper aber ist sehr bedeutend (ZANDER, BIDDER und SCHMIDT). — Ueber die Menge des Darmsaftes ist Nichts ermittelt.

2. Absonderungen für den Athmungsapparat.

Die Lunge kann man nach Bau und Function als eine acinöse Drüse mit gasförmiger Secretion betrachten, deren Ausführungsgang die Trachea ist. Wie im 3. Cap. (p. 77) auseinandergesetzt ist, kennt man auch hier noch keineswegs vollständig die

Kräfte, welche die Abscheidung des Secrets, der Kohlensäure, bewirken.

Flüssige Absonderungen, Schleim, liefern die zahlreichen Schleimdrüsen der Luftwege vom Naseneingange bis zu den mittleren Bronchien. Dieselben sind acinös und haben Pflasterepithel, die kleinsten jedoch sind mehr tubulös und haben Cylinderepithel. Von ihrer Secretion gilt dasselbe, wie von den Schleimdrüsen des Digestionsapparats (p. 89). Der Schleim wird wie es scheint nur in sehr geringen Mengen secernirt und der Ueberschuss durch die p. 74f. erwähnten Vorrichtungen herausgeschafft.

3. Harnabsonderung.

Der in den Nieren gebildete Harn ist ein wahres Excret, dessen Entfernung aus dem Organismus nothwendig ist und ohne weitere Benutzung zu anderen Zwecken (wie andere sog. „Excrete") geschieht. Seine Bestimmung ist die Entfernung gewisser Endproducte der Oxydation stickstoffhaltiger Substanzen und ferner des Wasserüberschusses aus dem Organismus. Die Oxydationsproducte werden in Wasser gelöst zugleich mit Salzen ausgeschieden.

Die lange schwebende Frage, ob jene Endproducte vollständig im Blute präformirt sind, oder ob ein Theil von ihnen (der Menge nach) erst in den Nieren gebildet wird, scheint jetzt zu Gunsten der letzteren Ansicht entschieden (s. unten), so dass jene Stoffe wirklich als „specifische Bestandtheile" des Nierensecrets betrachtet werden können.

Der Harn ist eine klare, durchsichtige, in verschiedenen Nüancen gelbe, schwach saure Flüssigkeit von salzigbittrem Geschmack und aromatischem Geruch (spec. Gew. 1,005—1,030). Ein wenig Schleim aus den Schleimdrüsen der Ausführungsgänge („Harnwege") ist ihm beigemischt. Seine specifischen Bestandtheile sind: 1. Harnstoff (p. 29), das hauptsächlichste Endproduct der Oxydation stickstoffhaltiger Substanzen, zum Theile schon im Blute vorgebildet, zum Theil aber erst in den Nieren entstanden (Oppler); 2. Harnsäure (p. 29), eine niedrigere Oxydationsstufe; 3. eine Reihe noch niedrigerer Oxydationsstufen, die meisten in geringen Mengen, einige (mit * bezeichnet) nicht constant vorkommend: *Allantoin, Xanthin, Hypoxanthin (Sarkin), Kreatinin, Kreatin, Glycin (jedoch nur gepaart mit Benzoësäure als Hippursäure), *Taurin, *Cystin, *Leucin, *Tyrosin; 4. ein oder mehrere Harnfarbstoffe, ferner Indican (p. 27); 5. gewisseunbe-

kannte Stoffe, sog. Extractivstoffe (z. B. der den Geruch bedingende). — Die übrigen Bestandtheile des Urins sind: 1. Wasser; 2. Salze (die gewöhnlichen Blutsalze; ausserdem aber einige, die wahrscheinlich ebenfalls Oxydationsproducte sind, z. B. oxalsaure Salze; schwefelsaure, vielleicht von Oxydation schwefelhaltiger Stoffe, zunächst Taurin, herrührend); 3. geringe Mengen von Zukker (BRÜCKE); 4. Gase (Sauerstoff, Stickstoff, Kohlensäure).

Die Farbe des Harns variirt mit seiner Concentration, sie ist am dunkelsten in dem concentrirten Morgenharn („urina sanguinis"), am hellsten in dem nach reichlichem Getränk gelassenen („urina potus"). — Die saure Reaction rührt meist von dem Gehalt an saurem phosphorsauren Natron her; zuweilen ist der normale Harn alkalisch, nämlich nach dem Genuss von kaustischen, kohlensauren oder pflanzensauren Alkalien (letztere gehen durch Oxydation in kohlensaure über, p. 35.) An der Luft nimmt allmählich die saure Reaction zu, durch Zersetzung (Oxydation) der Farb- und Extractivstoffe, wobei freie Milchsäure gebildet wird („saure Gährung"); durch die freie Säure werden die harnsauren Salze zersetzt, und es bildet sich ein Niederschlag (Sediment) der namentlich in Säuren schwerlöslichen Harnsäure. — Nach längerer Zeit (bei höherer Temperatur früher) tritt Fäulniss ein, namentlich ein Zerfall des Harnstoffs in kohlensaures Ammoniak; die Reaction wird jetzt alkalisch („alkalische Gährung"), der Geruch stinkend, und es bilden sich unter Pilz- und Infusorienentwicklung Sedimente von harnsaurem Ammoniak, phosphorsaurer Ammoniak - Magnesia, u. s. w. Das Ferment für diese Zersetzungen ist der dem Harne beigemengte Schleim.

Welche unter den oben genannten specifischen Harnbestandtheilen im Harne besonders vertreten sind, scheint von der Art der Ernährung abzuhängen. Bei den fleischfressenden Säugethieren wiegt wie beim Menschen der Harnstoff bedeutend vor, sehr wenig Harnsäure, keine Hippursäure; bei den Pflanzenfressern wenig Harnstoff, viel Hippursäure, keine Harnsäure; wandelt man gewaltsam die Nahrung um, so ändert sich dem entsprechend auch der Harn. Auch der menschliche Harn ändert nach der Nahrung seine Verhältnisse (s. unten); namentlich mehrt sich beim Genuss von Pflanzenkost, noch mehr aber beim Genuss von Benzoësäure, Bernsteinsäure, Bittermandelöl, Chinasäure, vielleicht auch anderen Pflanzenstoffen die Hippursäure (s. p. 35), schwindet dagegen bei blosser Fleischkost. Der gleich nach der Entleerung fest werdende Harn der Vögel, beschuppten Amphibien, Insecten, u. s. w. besteht dagegen überwiegend aus Harnsäure.

Die absondernden Elemente der Niere (Näheres über ihre Structur s. in d. histologischen Lehrbüchern) sind die Harnkanälchen und die mit ihnen in Verbindung tretenden Gefässe. Jedes Harnkanälchen endet in der Rindensubstanz der Niere mit einer blasigen Anschwellung (Kapsel, MALPIGHI'sches Körperchen), in welche ein sog. Glomerulus eingestülpt ist. Der Glomerulus ist ein kleiner Gefässknäuel, entstanden durch Verzweigung und Wiedervereinigung eines feinsten Zweiges der Nierenarterie (Vas afferens). Das aus der Wiedervereinigung hervorgehende, aus der

Kapsel austretende Gefäss (Vas efferens) löst sich noch einmal in wahre Capillaren auf, welche die Harnkanälchen, namentlich die gewundenen Anfänge derselben, umspinnen und dann sich zu den Nierenvenenzweigen vereinigen.

Da das Blut in den Glomerulis wegen des im zweiten Capillarsystem gegebenen Hindernisses unter hohem Drucke steht, so muss hier eine starke Filtration in die Kapseln hinein stattfinden; es werden also Wasser und die ächt gelösten Theile der Blutflüssigkeit (Salze, Harnstoff, Zucker, u. s. w.) in die Harnkanälchen übergehen. (Unächt gelöste Theile, Eiweiss etc., treten erst unter abnorm erhöhtem Drucke über; p. 85); diese sehr verdünnte Lösung tritt nun an den Wänden der Harnkanälchen mit dem Blute, welches sie soeben verlassen hat, und welches durch den Wasserverlust concentrirter geworden ist, in Diffusion, die nothwendig zu einer Rückkehr von Wasser in das Blut führen muss (LUDWIG), so dass der Urin concentrirter wird. Jedoch reicht diese physicalische Erklärung der Harnbereitung nicht aus, da in den Nieren selbst Harnstoff gebildet wird; man muss annehmen, dass die aus dem Blute in den Harn übergehenden Extractivstoffe (Kreatin, Kreatinin, u. s. w.) in den Secretionszellen der Nieren, welche die Harnkanälchen auskleiden, und welche sie also passiren müssen, zum grössten Theil zu Harnstoff und Harnsäure oxydirt werden. — In denselben Zellen muss auch der Harnfarbstoff, jedenfalls aus Blutfarbstoff, gebildet werden.

Für die Bildung von Harnstoff und Harnsäure in den Nieren selbst (abgesehen von dem eigenen Stoffwechsel ihrer Substanz) sprechen folgende Umstände: 1. der sehr geringe Harnstoffgehalt des Blutes im Vergleich zu dem des Harnes; 2. der auffallend geringe Harnstoffgehalt des Blutes nach Exstirpation beider Nieren, und der sehr bedeutende Harnstoffgehalt nach blosser Unterbindung der Ureteren, (wo also nur die Ausscheidung des gebildeten Harnstoffs verhindert, die Bildung aber durch das Dasein der Nieren noch möglich ist); dagegen finden sich in ersterem Falle die niedrigeren Oxydationsproducte (Kreatin, Kreatinin, u. s. w.) sowohl im Blute als in den Muskeln bedeutend vermehrt (OPPLER); 3. das Vorkommen von niederen Oxydationsproducten (Taurin, Cystin, etc.) in der Nierensubstanz, ohne dass sie sich, abgesehen von seltenen Fällen, im Harne finden; 4. das Fehlen der Harnsäure im Blute (für gewöhnlich). Dass auch fertig gebildeter Harnstoff aus dem Blute in den Nieren abgeschieden wird,

kann man nur aus der Angabe folgern, dass das Blut der Nierenarterie harnstoffreicher sei, als das der Nierenvene (PICARD). Da indess diese Angabe kein Zutrauen verdient (v. RECKLINGHAUSEN), so ist es nicht unmöglich, dass auch der geringe Harnstoffgehalt des Blutes aus den Nieren selbst herstammt.

Nach Exstirpation beider Nieren werden Wasser und Stickstoff vicariirend durch die Magen- und Darmschleimhaut ausgeschieden. Magen und Darm füllen sich mit ammoniakalischen Flüssigkeiten, die Verdauung wird bald gestört, endlich erfolgt (durch Ammoniakvergiftung?) plötzlicher Tod. Im Blute findet sich hierbei keine Spur von Harnstoff (BERNARD und BARRESWIL).

Aus den oben angedeuteten Absonderungsverhältnissen ergeben sich folgende Einflüsse auf die Menge des in bestimmter Zeit entleerten Harns und seiner einzelnen Bestandtheile: 1. Die Menge des Harns im Ganzen hängt ab: a. von der Höhe des Blutdrucks in den Glomerulis; b. von dem Gehalte des Blutes an Stoffen von geringem endosmotischen Aequivalent (Wasser, Salze, etc.); — denn je grösser ersterer, um so mehr wird in der Zeiteinheit filtriren, und je grösser letzterer, um so weniger wird von den filtrirten Stoffen aus den Harnkanälchen wieder in das Blut zurückdiffundiren, um so grösser wird also in beiden Fällen die Harnmenge sein. Ad a. Zu den den Druck in den Glomerulis erhöhenden Umständen gehören: 1. Erhöhung des allgemeinen Blutdrucks, also erhöhte Füllung des Gefässsystems (z. B. durch reichlichen Genuss von Wasser, das schnell resorbirt wird); 2. Erhöhung der Spannung im Arteriensystem allein, hervorgebracht durch erhöhte Herzthätigkeit (z. B. nach Vagusdurchschneidung); 3. Erhöhung der Spannung in der Nierenarterie insbesondere (z. B. nach Unterbindung anderer grosser Arterien) oder bloss in den Glomerulis (durch vasomotorische Erweiterung der Vasa afferentia); 4. gehinderter Abfluss aus den Glomerulis nach der Venenseite hin (z. B. durch krankhafte Verengerung der Capillaren oder nach Unterbindung der Nierenvene). — Sehr starke Erhöhung des Drucks, bes. durch die ad 4. genannten Umstände, lässt auch (s. p. 85) die unächt gelösten Theile der Blutflüssigkeit, Eiweiss, fibrinogene Substanz, in den Urin filtriren, die stärkste endlich lässt durch Gefässzerreissung Blut (Blutkörperchen) übertreten. — Entgegengesetzte Einflüsse, namentlich also verminderte Spannung im Arteriensystem, z. B. bei verminderter Herzthätigkeit (Herzkrankheiten), müssen die Urinmenge herabsetzen. — Ad b. Unter den hierher gehörigen Stoffen wird namentlich der Wassergehalt des Blutes auf die Harn-

stellung tiefer liegt, als die Nieren); 3. durch peristaltische Contractionen der Uretermuskeln, welche, wie es scheint, jeden einzelnen in den Ureter gelangten Tropfen, durch fortlaufende Verschliessung des Lumens hinter ihm, hinabdrängen.

In der Blase, welche im leeren Zustande gefaltet ist, sammelt sich der Urin gewöhnlich so lange an, bis sie sich vollständig entfaltet; jede weitere Anfüllung dehnt ihre Wand über ihr natürliches Volumen aus. Der Rücktritt des Harns in die Ureteren ist durch deren eigenthümliche Einmündungsweise (schiefe Durchbohrung der Blasenwand, so dass ein Druck von innen den Kanal verschliesst), — der Austritt in die Harnröhre durch einen Ring von elastischen Fasern, beim Manne ausserdem durch die Elasticität der Prostata verhindert. Sobald die Spannung des Urins die Elasticität letzterer Gebilde überwindet, so dass ein Tropfen in die Harnröhre gelangt, tritt Drang zur Entleerung der Blase ein, welche willkürlich eingeleitet wird. Sie geschieht durch Contraction der Blasenwandmuskeln (Detrusor urinae), welche allmählich bis zum völligen Verschwinden des Blasenlumens vorrückt, und den ganzen Inhalt durch die Harnröhre nach aussen treibt. Die Harnröhre selbst wird dann noch zuletzt durch die sie umgebenden Muskeln (bes. Bulbocavernosus) entleert. Die Entleerung der Blase wird durch die Bauchpresse (p. 75) unterstützt. Während des Aufenthalts in der Blase verliert der Urin einen Theil seines Wassers durch Resorption; ferner wird ihm hier sowohl wie in der Harnröhre Schleim aus den zahlreichen Schleimdrüsen beigemengt, welcher zuweilen bereits in der Blase die saure Gährung (p. 103) einleitet.

Der oben dargelegten Ansicht vom Blasenverschluss steht eine andere, verbreitetere, gegenüber, wonach die Blase durch einen kreisförmigen Schliessmuskel, Sphincter, verschlossen ist, der in einem beständigen vom Nervensystem abhängigen Contractionszustande („Tonus“) verharrt (Heidenhain und Colberg, Sauer). Das Dasein des Sphincter ist indess für den Menschen geleugnet (Barkow; dagegen behauptet von Heidenhain), und ebenso das Vorhandensein jenes Tonus nach Experimenten an Thieren bestritten worden (L. Rosenthal und v. Wittich). Eine Entscheidung ist noch nicht möglich; das Dasein eines Sphincter würde zugleich den willkürlichen Verschluss trotz des Harndranges erklären, was die andere Lehre nicht vermag.

Die peristaltischen Ureterbewegungen geschehen reflectorisch, da sie nur auf Reizung des Ureter durch eindringenden Harn oder künstliche Reizung hervorgerufen werden; sie laufen stets in der Richtung zur Blase ab. Ihre Centralorgane sind vielleicht zum Theil in im Ureter selbst gelegenen Ganglienzellen, theils in den den Ureter mit Zweigen versorgenden sympatischen Ganglien zu suchen.

Die Nerven der Blasenmuskeln will man in das Rückenmark (Lendentheil BUDGE), selbst in das Hirn (KILIAN, VALENTIN) verfolgt haben. Sie können leicht, namentlich von der Blasenschleimhaut und dem Bulb. urethrae aus reflectorisch erregt werden. Daher tritt bei starker Blasenfüllung unwillkürliche Entleerung ein. Bei Rückenmarkdegenerationen findet sich häufig Harnretention durch Lähmung des Detrusor.

4. Absonderungen für die Haut.

Ueber die respiratorische Ausscheidung der Haut s. die Hautathmung p. 75.

1. Schweiss, das Secret der zahlreichen Schweissdrüsen der Haut, tubulöser Drüsen, deren inneres, blindes Ende zu einem Knäuel aufgewickelt ist und meist im Corium, zuweilen im Unterhautbindegewebe liegt, deren äusseres Ende frei auf die Hautoberfläche mündet (die „Poren" der Haut).

Der Schweiss führt im Allgemeinen dieselben Auswurfsstoffe aus dem Körper, wie der Harn, von dem er sich vielleicht nur dadurch unterscheidet, dass er nicht beständig secernirt wird und dass er über die ganze Haut ergossen wird, so dass er noch für den Organismus (als Temperaturregulator) verwerthet werden kann. [Es würden sich die Schweissdrüsen zu den Nieren hiernach morphologisch etwa so verhalten, wie die Schleimdrüsen zu den Speicheldrüsen, die BRUNNER-schen Drüsen zum Pancreas, die Talgdrüsen zur Milchdrüse.]

Man erhält grössere Mengen Schweiss durch Lagerung des Körpers auf eine geneigte Metallrinne im Dampfbade, oder durch Bekleiden einzelner Körpertheile mit einem luftdicht schliessenden Ueberzuge (Guttapercha), der mit einem Auffangegefäss verbunden ist. Fast stets ist das Gewonnene mit Hauttalg und Epidermisschuppen verunreinigt.

Der Schweiss ist eine anscheinend farblose, klare, sauer reagirende Flüssigkeit von variablem Geruch (nach den Hautstellen). Die Bestandtheile des Schweisses sind: 1. Wasser, 2. die gewöhnlichen Salze, 3. Harnstoff (und vielleicht andere Oxydationsproducte Nhaltiger Körper, so nach FAVRE eine Nhaltige Säure, Schweisssäure oder Hidrotsäure), 4. Spuren eines Farbstoffs (SCHOTTIN), 5. Fette, 6. verschiedene flüchtige Fettsäuren (Ameisensäure, Essigsäure, Buttersäure, Propionsäure, etc.).

Die Fette überwiegen im Secrete der Schweissdrüsen des äusseren Gehörganges (Ohrenschmalzdrüsen) so bedeutend, dass dasselbe (Ohrenschmalz) mehr dem Hauttalge als dem Schweisse gleicht. — Der Schweiss ist leicht zersetzbar, und zwar trifft die Zersetzung entweder mehr seinen Fettgehalt, in welchem Falle der Geruch nach flüchtigen Säuren und die saure Reaction zunimmt, oder seine Nhaltigen Bestandtheile, in welchem Falle Ammoniak und alkalische Reaction entsteht.

Die Absonderung des Schweisses geschieht nur unter gewissen Umständen. Sie besteht höchst wahrscheinlich zum Theil in

einer Transsudation, zum Theil in eigenthümlicher Thätigkeit der Schweissdrüsenzellen; jedenfalls rührt der Fettgehalt von diesen her, da sie mit Fetttröpfchen gefüllt sind, und um so stärker, je fett- oder fettsäurereicher das Secret ist. Die Absonderung wird befördert: 1. durch Alles, was den Druck in den Capillaren der Schweissdrüsen erhöht, also: a. erhöhten Blutdruck im Allgemeinen, z. B. durch reichliche Wasseraufnahme; b. erhöhte Temperatur des Körpers oder der Umgebung, welche die zuführenden Arterien (durch Erschlaffung ihrer Muskeln?) erweitert. Für diesen Fall wird die Schweissabsonderung besonders wichtig, da die Verdunstung des Schweisses dem Körper Wärme entzieht und ihn abkühlt (s. Cap. IX.). 2. durch erhöhten Gehalt des Blutes an Schweissbestandtheilen, namentlich Wasser. Reichliches warmes Getränk wirkt daher aus mehrfachen Ursachen schweisstreibend. — Welche Höhe die genannten Einflüsse erreichen müssen, um überhaupt die Secretion einzuleiten, ist nicht bekannt. — Die secernirten Mengen sind natürlich äusserst schwankend. Häufig wird Monate lang kein Schweiss abgesondert, während zu andern Zeiten in einer Stunde bis zu 1600 grm. und mehr geliefert wird (Favre). Am meisten liefern die mit vielen und grossen Schweissdrüsen versehenen Hautflächen (Stirn, Achselhöhlen, Fusssohlen, Handteller u. s. w.). — Ueber die Bedeutung der Schweisssecretion für den Gesammtorganismus s. Cap. VI. und IX.

Eine Einwirkung des Nervensystems auf die Schweissbildung ist wegen der bekannten Einflüsse von Gemüthsbewegungen wahrscheinlich. Indessen kennt man weder die Bahnen, noch sind überhaupt Nerven zu den Drüsen verfolgt. Man ist desshalb vorläufig auf die Aufnahme rein vasomotorischer Einflüsse beschränkt. — Wie in den Harn, so gehen auch in den Schweiss genossene Substanzen unzersetzt oder oxydirt über. Nach dem Genuss von Benzoësäure findet sich im Schweisse, wie im Harn, Hippursäure (H. Meissner). Auch Indican zeigte sich einmal im Schweisse (Bizio).

2. Hauttalg (Hautsalbe). Die kleinen acinösen Talgdrüsen der Haut münden fast sämmtlich in Haarbälge; jedoch sind die Bälge an vielen Stellen so klein, dass sie selbst als wandständige Ausstülpungen des Drüsenausführungsganges erscheinen. Die Hauptmasse des Talgsecrets sind verschiedene, bei der Körpertemperatur im normalen Zustande flüssige Fette und Cholestearin; ausserdem aber in geringer Menge die gewöhnlichen Transsudatbestandtheile (Wasser, Salze) und ein Albuminat. Die Absonderung geschieht unzweifelhaft so, dass die specifischen Bestandtheile (Fette) in den Drüsenzellen entstehen, und durch deren Zer-

fall frei werden. Man sieht die dem Drüsenlumen nächsten Zellenschichten sich mehr und mehr mit Fetttropfen füllen („fettig degeneriren"), bis die innersten ganz davon voll sind; letztere zerfallen fortwährend, und daher sind Zellentrümmer dem Secrete beigemengt. Ein Einfluss des Nervensystems auf die Secretion ist nicht nachgewiesen. — Das Secret erhält zunächst die Haare, dann aber auch die Haut schlüpfrig und glänzend, und hindert das Eindringen von Flüssigkeiten.

Genauere Untersuchungen des Secrets fehlen, da man sich keine grösseren Mengen verschaffen kann, ausser der die Haut der Neugeborenen überziehenden Anhäufung (Vernix caseosa). — Dem Hauttalge gleicht wahrscheinlich das Secret der MEIBOM'schen Drüsen der Augenlider. Dagegen ist das Ohrenschmalz ein Secret von Schweissdrüsen (p. 109), obwohl es auch im Gehörgang (an den Haarbälgen) Talgdrüsen giebt.

Anhang zur Talgsecretion. Milchabsonderung. Obwohl die Milchabsonderung keine Hautsecretion genannt werden kann, so steht sie doch der Talgsecretion in jeder Beziehung so nahe, dass sie sich an diese am besten anreiht. Die Milchdrüsen lassen sich als sehr vergrösserte, agglomerirte Talgdrüsen, die Milch als ein Hauttalg mit grösserem Gehalt an Transsudatbestandtheilen betrachten.

Jede Milchdrüse besteht aus 15—24 unvollkommen getrennten acinösen Drüsen, jede mit einem Ausführungsgange versehen, der nach einer länglichen reservoirartigen Erweiterung in der Brustwarze mündet. Nur beim Weibe in der Zeit des Geschlechtslebens sind die Drüsen vollkommen entwickelt, und nur in der Zeit von der Niederkunft bis zum Wiedereintritt der Menstruation secerniren sie.

Auch bei Neugebornen, vom 4. bis zum 8. Tage, kommt eine Milchsecretion vor („Hexenmilch"); ebenso, in seltnen Fällen, bei Männern.

Das Secret, die Milch, ist eine undurchsichtige, weisse, meist schwach alkalische, häufig aber neutrale oder schwach saure Flüssigkeit von süsslichem Geschmack und eigenthümlichem Geruch; sie ist eine Emulsion von sehr kleinen Fetttröpfchen („Milchkügelchen") in einer klaren Flüssigkeit; ihr spec. Gew. ist 1,008—1,014.

Die Bestandtheile der Milch sind: 1. Wasser, im Mittel 89%; 2. Salze und zwar hauptsächlich Kali-, Kalk-, Phosphorsäure-Verbindungen, auch etwas Eisenoxyd, zusammen i. M. 0,1% (die Salze zeigen eine auffallend ähnliche Mischung mit denen der Blutkörperchen); 3. Milchzucker 4,3%; 4. Albuminate, besonders

Casein, 4%, auch etwas Eiweiss (d. h. [p. 22] nur ein kleiner Theil der Albuminate wird durch Hitze, der grösste Theil erst nach Säurezusatz gefällt); 5. Fette, (die Glycerinverbindungen der Butin-, Stearin-, Palmitin-, Myristin- und Oleïnsäure), 2,6%; 6. unbekannte „Extractivstoffe"; 7. Gase (CO_2, O, N). — Die Absonderung der Milch geht wahrscheinlich so vor sich, dass die specifischen Bestandtheile (Milchzucker, Casein und Fett) in den Drüsenzellen aus Transsudatbestandtheilen gebildet und durch Zerfall derselben frei werden. Von den Fetten ist dies direct nachgewiesen; man sieht ganz wie bei den Talgdrüsen, die innersten Zellenlagen sich mit Fett mehr und mehr erfüllen und endlich zerfallen, so dass die frei gewordenen Tröpfchen sich in der Flüssigkeit emulsiv vertheilen; wie überhaupt Fett in albuminathaltigen Flüssigkeiten, so überziehen sich auch die Milchkügelchen mit einer aus einem Albuminat (Casein?) bestehenden dünnen Haut. Im Beginn der Milchabsonderung, in der Milch der ersten Säugetage, dem sog. „Colostrum," finden sich runde, unzerfallene, mit Fetttröpfchen erfüllte Zellen, oder Fetttröpfchenhaufen ohne Membran (die Colostrumkörperchen), zuerst allein, dann mehr und mehr, nie aber ganz, durch die gewöhnlichen Milchkügelchen verdrängt. Aus welchen Transsudatbestandtheilen die specifischen gebildet werden, ist nur zu vermuthen; das Casein stammt ohne Zweifel vom Eiweiss des Blutes her, der Milchzucker möglicherweise vom Traubenzucker des Blutes, wenigstens wird er durch Genuss von Kohlenhydraten vermehrt; jedoch sind auch andere Quellen denkbar (p. 18); der Ursprung des Fettes ist ebenso zweifelhaft wie die Fettbildung überhaupt (p. 18); man vermuthet eine Abstammung von Albuminaten (von Casein, HOPPE, s. unten). — Der Secretionsprocess liegt daher noch ganz im Dunkeln, zumal da selbst der Salzgehalt nicht einfach physicalisch zu erklären ist. Auch ein Einfluss des Nervensystems, der unzweifelhaft existirt, scheint zur blossen Milchsecretion nicht erforderlich zu sein, da diese nach Durchschneidung der cerebrospinalen Nerven (beim Menschen der 4.—6. Intercostalnerv; auch mit den Gefässen gelangen [sympathische?] Nerven in die Drüse) fortdauert (ECKHARD). Von Einwirkungen auf die Secretion einzelner Bestandtheile kennt man hauptsächlich die der Nahrung: Bei Fleischkost ist der Caseingehalt stärker, als bei Pflanzenkost; bei reichlicher Nahrung überhaupt wächst der Fettgehalt, bei reichlicher Aufnahme von Kohlenhydraten der Zuckergehalt. — Ausserdem variirt die Zu-

sammensetzung mit der Dauer der Absonderung, mit den übrigen geschlechtlichen Verrichtungen, u. s. w.

Da die Milch mehrere sehr leicht veränderliche Bestandtheile und höchst wahrscheinlich auch Fermente enthält, (welche beim Transsudiren der Milch durch eine Membran, theilweise zurückgehalten werden, F. HOPPE), so erleidet sie sehr bald nach der Entleerung gewisse Veränderungen, die zum Theil auch künstlich angeregt und benutzt werden. Die meisten dieser Veränderungen sind nachweislich Oxydationen und mit Sauerstoffverbrauch und Kohlensäurebildung verbunden (HOPPE). — Zunächst überzieht sich die Milch beim Stehen mit einer Haut, welche aus emporgestiegenen (ihres Fettgehalts wegen leichteren) Milchkügelchen besteht, der sog. „Rahm". Begünstigt wird das Emporsteigen durch Schlagen („Buttern") der Milch, welches die Hüllmembranen der Kügelchen zum Theil zerreisst, und so eine Vereinigung des Fettes bewirkt; man erhält so das Milchfett fast rein als „Butter". (Die zurückbleibende Lösung von Casein, Zucker und Salzen ist die „Buttermilch"; gewöhnlich macht man Butter durch Schlagen des blossen Rahmes.) — Unter den chemischen Veränderungen der Milch stehen obenan die des Milchzuckers und der Fette. Ersterer geht, namentlich bei etwas hoher Temperatur, allmählich in Milchsäuregährung über, die Milch wird sauer und die freie Milchsäure fällt, wie jede freie Säure (p. 21) und wie der Magensaft (p. 94) das gelöste Casein, die Milch gerinnt flockig. Das Gerinnsel, der „Käse," schliesst andere Milchbestandtheile, namentlich die Kügelchen, in sich ein. Die zurückbleibende Zucker- und Salzlösung heisst „Molke." Häufig findet eine geringe Milchsäurebildung bereits in der Drüse statt, so dass die Milch sauer entleert wird. Die Milchsäurebildung bedarf des Sauerstoffzutritts nicht (HOPPE). — Die Fette zersetzen sich ebenfalls in Glycerin und Fettsäuren, welche letztere in flüchtige Oxydationsproducte (Capryl-, Caprin-, Capron-, Buttersäure) übergehen. Endlich nimmt beim Stehen der Milch an der Luft unter Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe der Caseingehalt ab, das Alkohol- und Aetherextract zu, wahrscheinlich also entsteht hier Fett durch Oxydation und Spaltung von Albuminaten (HOPPE).

Während der Säugezeit beträgt die 24stündige Milchmenge beider Brüste etwa 1350 grm. — Die Entleerung der Milch aus den flaschenförmigen Reservoirs der Milchgänge geschieht gewöhnlich durch das Saugen des Säuglings, zu dessen Nahrung sie dient, d. h. durch den Luftdruck. Begünstigt wird sie wahrscheinlich durch die glatten Muskelfasern, welche die Gänge und die ganze Drüse umfassen. Ein Theil der Muskeln dient ferner zu der noch nicht genau erforschten Erection der Warze, welche nach Durchschneidung der cerebrospinalen Nerven der Milchdrüse aufhört (ECKHARD).

5. Absonderungen für die Sinnesorgane.

Es handelt sich hier fast durchweg um Schleimdrüsensecretionen, von welchen dasselbe gilt, wie von der des Verdauungsapparats (s. p. 89). Ferner sind bereits erwähnt das Ohrenschmalz

(p. 109), und das Secret der MEIBOM'schen Drüsen. Eine besondere Erwähnung erfordert nur noch die Absonderung der

Thränen. Sie werden von den acinösen Thränendrüsen secernirt, welche den Schleimdrüsen vollständig analog gebaut sind; auch das Secret kann man als einen ausserordentlich wässrigen Schleim (oder wenn man will: Speichel) betrachten; es besteht überwiegend aus Transsudatbestandtheilen mit kleinen Mengen Schleim und Eiweiss. Es ist klar, farblos, alkalisch, von salzigem Geschmack. Ein Nerveneinfluss (durch den Trigeminus und Patheticus) ist unzweifelhaft vorhanden, wie die vermehrte Absonderung aus psychischen Ursachen und durch reflectorische Reizung (von der Nasenschleimhaut, Conjunctiva und Retina aus) beweist, indess noch nicht genau studirt; vermuthlich ist er im Wesentlichen vasomotorisch.

Die Thränen gelangen durch mehrere Ausführungsgänge in den Conjunctivalsack; über ihre weitere Verwendung und Beförderung s. das 12. Capitel.

Die specifischen Secrete für die Geschlechtsapparate, in welchen morphologische Gebilde das Wesentliche sind, werden erst im 4. Abschnitt besprochen.

FÜNFTES CAPITEL.

Aufnahme von Stoffen in das Blut, Resorption.

Ehe die vom Blute aufgenommenen Stoffe genauer specificirt und die Art ihrer Aufnahme besprochen wird, müssen gewisse Vorbereitungen betrachtet werden, die ein Hauptheil des aufzunehmenden Materials, die Nahrung, vor der Aufnahme zu durchlaufen hat, und die man als „Verdauung" bezeichnet.

Vorbereitung der Nahrung für die Resorption, Verdauung.

In dem Verdauungskanal, der vom Munde bis zum After reicht, werden die genossenen, theils festen, theils flüssigen Nahrungsmittel zum Theil direct von den Wänden in die Säfte aufgenommen, zum grössten Theil aber erst nach gewissen mechanischen und chemischen Vorbereitungen. Der Theil der Nahrung, welcher weder der directen Aufnahme noch einer erfolgreichen Vorbereitung zugänglich ist, der „unverdauliche," wird in Gemeinschaft mit gewissen Bestandtheilen der Darmsecrete als „Koth" durch den After entleert.

I. MECHANIK DES VERDAUUNGSAPPARATS.

Die Mechanik des Verdauungsapparats umfasst: 1. die Aufnahme (Ergreifung) der Nahrung, die Beförderung derselben durch

den Verdauungskanal, und die Entleerung des Kothes, — 2. die mechanische Vorbereitung für die Aufnahme in die Säfte, nämlich die Zerkleinerung der festen Nahrung, und die innige Mengung derselben mit den chemisch vorbereitenden Flüssigkeiten (Kauen, Einspeicheln, etc). Beide Vorgänge laufen nebeneinander her.

Das Ergreifen der Nahrung geschieht für flüssige Substanzen durch Eingiessen unter Beihülfe des Einsaugens (Trinken), für feste dadurch, dass kleine Stücke hinter Lippen und Zähne gebracht, oder durch die Schneidezähne von einem grösseren Stücke abgeschnitten („abgebissen") werden.

Sofort nach dem Ergreifen beginnt bei festen Bissen die Zerkleinerung, das Kauen. Dasselbe beginnt mit einem Zerschneiden zwischen den messerförmigen Schneidezahnreihen, hierauf folgt eine Zermalmung zwischen den höckrigen Flächen der Back- (Mahl-) Zähne. Zum Zerschneiden dient eine abwechselnde An- und Abziehung des Unterkiefers senkrecht gegen den Oberkiefer, also eine Drehung des ersteren um eine durch seine beiden Gelenke gehende, horizontale Axe; die Anziehung geschieht durch den Masseter und Temporalis, die Abziehung durch die Schwere des Unterkiefers, durch den Digastricus, Mylo- und Geniohyoideus. Zur Zermalmung gehört eine Verschiebung der Gelenkköpfe des Unterkiefers in ihren Gelenkgruben, welche den Unterkiefer gegen den Oberkiefer nach vorn, nach hinten und nach den Seiten verrückt; hierzu dienen besonders die Pterygoidei. Das fortwährende Hineinschieben des Bissens, oder seiner Theile zwischen die Zahnreihen geschieht von aussen her durch die Wangenmuskeln, bes. den Buccinator, von innen her durch die Zunge. Letztere vermag auch weichere Bissen durch Andrücken und Reiben gegen den harten Gaumen zu zerquetschen. — Während des Kauens wird der Bissen innig mit den Flüssigkeiten der Mundhöhle (Speichel und Schleim) gemengt, und so zu einem formbaren Brei gebracht.

Die Nerven, die zu diesen Acten dienen, sind: für die eigentlichen Kaumuskeln der Ram. maxillaris inferior trigemini (bes. sein oberer Zweig: Crotaphitico-buccinatorius), für die Zunge der Hypoglossus. — Das Centrum für die coordinirten Kaubewegungen liegt in der Medulla oblongata (SCHRÖDER V. D. KOLK). — Bei vielen Thieren wird die Zerkleinerung der Speisen noch in gewissen Apparaten des Magens fortgesetzt, so in den drei ersten Mägen der Wiederkäuer (Pansen [rumen], Netzmagen [reticulum] und Buch [psalterium]; aus den beiden ersten Mägen kehrt der Brei in den Mund zurück, ehe er in den folgenden übergeht), im Muskelmagen der Vögel, im Kaumagen der Käfer, in dem gezahnten Magengerüst der Krebse, u. s. w. — Auch für die Mischung mit

den Mundflüssigkeiten existiren eigene Apparate, z. B. der Kropf der Vögel, eine Erweiterung der Speiseröhre, in der die Nahrung eingeweicht wird.

Die Fortbewegung der festen und flüssigen Speisen durch den Verdauungskanal geschieht durch Contraction der in seinen Wänden befindlichen ringförmig und longitudinal angeordneten Muskeln; dieselbe verläuft so, dass die dadurch bewirkte Verengerung oder Verschliessung des Lumens den Inhalt in der Richtung vom Munde zum After vor sich hertreibt. Man nennt diese vorrückende Contraction die peristaltische Bewegung und ihren ersten Theil (vom Munde zum Oesophagus), bei welchem willkürliche Muskeln wirken, das Schlingen. — Die beim Schlingen sich successiv verengenden Theile des Canals sind: 1. die Mundspalte (Contraction des Orbicularis oris), 2. die Zahnspalte (Kaumuskeln) [bei festen Bissen folgt hier die Kaubewegung], 3. der Raum zwischen Zunge und hartem Gaumen; die Zunge drückt sich successiv von vorn nach hinten (zuerst mit der Spitze, dann mit dem Rücken) an den Gaumen an und schiebt den Bissen (oder „Schluck“) vor sich her; der Theil der Zunge, auf welchem letzterer gerade ruht, ist rinnenförmig ausgehöhlt. Die Hebung der Zunge geschieht an ihrer Spitze durch ihre eigne Musculatur, in der Mitte durch Hebung (Abflachung) des Bodens der Mundhöhle (Mylohyoideus), hinten durch Hebung des Zungenbeins (Stylohyoideus), 4. der Raum zwischen Zungenwurzel und Gaumen (Isthmus faucium); nachdem der Bissen den vorderen Gaumenbogen passirt hat, schliesst sich dieser, d. h. legt sich dicht an die gehobene Zungenwurzel an (M. palatoglossus), und die weitergehende Contraction (Palatopharyngeus etc.) presst den Bissen an den Mandeln vorbei durch den hinteren Gaumenbogen in den Pharynx, wobei er durch die zahlreichen Schleimdrüsen dieser Gegend mit Schleim überzogen wird; 5. der Pharynx. Die hier stattfindende Kreuzung zwischen Respirations- und Digestionskanal macht die Abschliessung der beiden Oeffnungen des ersteren nothwendig. Diese geschieht durch zwei Klappen, welche von vorn her sich über die Oeffnungen legen: das Gaumensegel legt sich an die hintere Rachenwand an (Levatores palati mollis und Druck des Bissens) und schliesst dadurch das zum Respirationskanal gehörige (p. 74) Cavum pharyngonasale ab; die Epiglottis legt sich über den Kehlkopfseingang. Die Fortbewegung durch den Pharynx geschieht nun durch die Contraction der Schlundkopfschnürer, welche den Bissen in den Oesophagus hinabpressen. Der Schluss der Epiglottis geschieht haupt-

sächlich dadurch, dass ihre Muskeln (Thyreo- und Aryepiglottici) sie herabziehen (CZERMAK). Da jedoch mit der Zungenwurzel auch der Kehlkopf beim Schlingen in die Höhe gezogen wird (von aussen wahrnehmbar), so kann schon der durchtretende Bissen den Kehldeckel auf den hochstehenden Kehlkopf herabdrücken.

Im Oesophagus wird der durch Schleim schlüpfrig gemachte Bissen theils durch die Schwere, hauptsächlich aber durch die peristaltische Bewegung, die in den unteren zwei Dritttheilen nur von glatten Muskelfasern bewirkt wird, in den Magen hinabbefördert.

Im Magen verweilen grössere Speisemassen längere Zeit. Die Bewegungen, die hier vorgehen, sind noch nicht genau bekannt; jedenfalls müssen einerseits die Massen durcheinander geknetet werden, damit auch die im Innern befindlichen Theile mit der absondernden Wand in Berührung kommen, andererseits müssen die Speisen durch den Magen hindurch, und endlich durch den Pylorus hinaus befördert werden; letzteres bewirkt die im ganzen Digestionskanal vorhandene peristaltische Bewegung. Wie beide Bewegungsprincipien verwirklicht sind, und wie sie abwechseln, ist ziemlich unbekannt. Wahrscheinlich ist die Magenwandung gewöhnlich dicht um den Inhalt zusammengezogen; die Muskelverdickungen, die Cardia und Pylorus umschliessen, verschliessen für gewöhnlich die Oeffnungen. Der angefüllte Magen macht (ohne Muskelwirkung, durch mechanische Verhältnisse) eine Drehung um eine horizontale, durch Cardia und Pylorus gehende Längsaxe, so dass die sonst nach unten gerichtete grosse Curvatur sich nach vorn wendet. Verschluckte oder im Mageninhalt entwickelte Gase treten meist durch die am höchsten gelegene Cardia wieder aus. — Die Magenbewegungen sollen während des Schlafes fehlen (BUSCH).

Im Dünndarm ist die peristaltische Bewegung am ausgeprägtesten; sie ist (mit Ausnahme des fast unbeweglich angehefteten Duodenums) mit einer mannigfachen Verlagerung der ganzen Darmschlingen verbunden. Sie schiebt den hier ziemlich dünnflüssigen Inhalt, sowie die eingeschlossenen Gase allmählich bis zum Uebergang in's Coecum. Die Bewegung in entgegengesetzter Richtung ist ausserdem durch die klappenartig gestellten Schleimhautfalten gehindert. Aus dem Coecum ist der Rückweg in den Dünn-

darm durch die Valvula Bauhini, eine klappenförmige Falte der Darmwand, verhütet.

Im Dickdarm geschieht die peristaltische Bewegung sehr langsam, so dass der Inhalt in den Ausbuchtungen des Colon (Haustra coli) längere Zeit sich aufhalten kann. Nachdem er hier (durch Wasserverlust) sich in Koth umgeändert hat, geräth er in das S romanum und dann in den Mastdarm.

Die Entleerung des Kothes aus dem Mastdarm geschieht in grösseren (meist 24 stündigen) Intervallen. Ausser der peristaltischen Bewegung wirkt bei der Kothentleerung die Bauchpresse bedeutend mit (zwar nicht direct auf den im kleinen Becken liegenden Mastdarm, aber wahrscheinlich durch Nachschieben von Koth aus den höhergelegenen Theilen). Der Mechanismus derselben ist bereits (p. 75) besprochen. Die Sphincteren des Mastdarms sind für gewöhnlich geschlossen; ihre Contraction, und wenn diese aufgehoben ist, ihre Elasticität, wird durch den Druck des herabgepressten Kothes überwunden; der Levator ani verhindert das Herauspressen des Mastdarms und befördert durch Verkürzung des Rohres in der Längsaxe das Freiwerden der in ihm befindlichen Kothsäule.

Zum Zustandekommen der den Inhalt fortschiebenden Bewegungen im Verdauungskanal ist der Reiz des Inhalts nothwendig; sie scheinen also reflectorisch erregt zu werden. So tritt also z. B. die Schlingbewegung nur dann ein, — und dann auch immer, — wenn ein fremder Körper hinter den weichen Gaumen gebracht wird, also bei jeder Berührung der hinteren Gaumensegelfläche, der Epiglottis u. s. w. Man kann daher willkürlich nur dann „leer“ schlucken, wenn man etwas Speichel hinter den weichen Gaumen bringt; dadurch ist das Leerschlucken nur wenige Male hintereinander möglich, nämlich so lange der Speichelvorrath im Munde reicht. Ohne die einleitenden Schlussbewegungen (Kiefer-, Zungenschluss, etc. p. 117) ist das eigentliche Schlingen nicht möglich.

Soweit quergestreifte Muskeln bei den Bewegungen im obern Theile des Verdauungskanals betheiligt sind, liegt ihr nervöses Centralorgan in der Medulla oblongata, und zwar beim Menschen in den Nebenoliven (SCHRÖDER V. D. KOLK); die von hier aus das Schlingen vermittelnden Nerven sind: Facialis für die Lippen, die Kaunerven (s. oben) für den Kieferschluss, Hypoglossus für die Zunge und Plexus pharyngeus (gebildet vom Glossopharyngeus,

Vago-Accessorius und Sympathicus) für den Rachen. Der Tensor palati mollis und der Mylohyoideus werden ausserdem vom Trigeminus versorgt. Die sensiblen Fasern, welche reflectorisch das Schlingen einleiten, liegen in den Gaumenzweigen des Trigeminus (SCHRÖDER V. D. KOLK). — Die peristaltischen Bewegungen der übrigen Theile haben dagegen ihre Centralorgane wahrscheinlich in den Ganglien, die in den Wandungen der Organe theils entdeckt sind, theils vermuthet werden müssen (REMAK, MEISSNER, MANZ, BILLROTH, KRAUSE); denkt man sich ihre Anordnung so, dass die in einem Querschnitt liegenden Ganglien immer die Muskelfasern des folgenden beherrschen, so wäre das Fortschreiten der peristaltischen Bewegung erklärlich; zugleich erklärt das Vorhandensein der Ganglien die Bewegungen ausgeschnittener Stücke; directe Reizung bringt eine örtliche Contraction hervor, die häufig peristaltisch vorschreitet. — Doch werden alle hierhergehörigen Theile auch von aussen her mit Nerven versorgt, namentlich vom Vagus (Plexus oesophageus, Rami gastrici) und Sympathicus (Splanchnici, Plexus coeliacus, mesenterici, hypogastrici); zum Theil sind diese gewiss bei den Bewegungen betheiligt; sicher nachgewiesen ist indess nur, dass durch Reizung des Vagus Contractionen des Oesophagus und des Magens (nach Einigen auch des Dünndarms) bewirkt werden können, dass Durchschneidung der Vagi die Fortbewegung der Speisen aus dem Magen erheblich beeinträchtigt, und dass Reizung des Splanchnicus die peristaltischen Bewegungen des Dünndarms zum Stillstand bringt (PFLÜGER); letzterer könnte demnach zu den „Hemmungsnerven" gezählt werden (Cap. XI.). — Bei der Kothentleerung sind auch die Nerven der Exspirationsmuskeln, ferner die des Levator ani und anderer Dammmuskeln betheiligt.

II. CHEMISMUS DER VERDAUUNG.

Die Absonderung und die Eigenschaften der Verdauungssäfte sind im vorigen Capitel besprochen.

Keine wesentlichen chemischen Veränderungen erleiden im Verdauungskanal das Wasser, die unorganischen und die meisten löslichen organischen Bestandtheile der eingeführten Nahrung: diese werden so weit sie schon gelöst waren oder in den Verdauungssecreten löslich sind, unverändert, höchstens, sofern sie freie Säuren und Basen waren, gebunden, an den geeigneten Orten resorbirt (s.

unten). — Unverändert bleiben ferner gewisse, der Einwirkung der Verdauungssäfte unzugängliche, unlösliche Substanzen, namentlich Cellulose, Horngewebe, elastisches Gewebe, — und auch von löslichen die Theile, welche wegen zu grosser Masse oder zu dichter Beschaffenheit nicht vollständig gelöst werden können. Dies Alles wird, in Verbindung mit gewissen Bestandtheilen der Verdauungssäfte, als Koth durch den After entleert. — Die verschluckte Luft giebt im Verdauungskanal ihren Sauerstoff ab und empfängt dafür Kohlensäure (p. 76), so dass im Dickdarm hauptsächlich Stickstoff und Kohlensäure vorhanden sind. — Die eigentlichen chemischen Veränderungen betreffen gewisse unlösliche oder zwar gelöste aber schwer diffundirbare organische Stoffe, die zu den wichtigsten Nahrungsmitteln gehören: nämlich Kohlenhydrate (nam. Stärke), Eiweissstoffe (Eiweiss, Fibrin, Muskelsubstanz, Casein, u. s. w.) in ihren unlöslichen Modificationen, Leim und Fette. Diese Substanzen müssen in eine zur Resorption geeignete Form umgewandelt werden.

In der Mundhöhle werden die Speisen mit dem alkalischen Mundspeichel, d. h. einer Mischung von Parotiden-, Submaxillar- und Sublingualspeichel mit Mundschleim, gemengt. Diese Mischung verhält sich 1. als Lösungsmittel für lösliche aber noch ungelöste Bestandtheile der Nahrung (z. B. Salze, Zucker), 2. wandelt sie die in der Nahrung enthaltene gequollene Stärke („Kleister“) in Dextrin und Traubenzucker um. Diese Umwandlung beginnt schon im Munde und wird im Magen fortgesetzt, wenn nicht zu grosse Säuremengen sie hindern (s. p. 91).

Im Magen geschieht 1. eine innige Mischung der Nahrungstheile unter einander und mit den Secreten der Magendrüsen: Schleim und Magensaft. Da letzterer sauer reagirt, so wird das vorher alkalische Gemisch meist neutralisirt und angesäuert; vieles vorher ungelöste wird hier noch gelöst, namentlich Salze, die nur durch Säuren gelöst werden können, z. B. kohlensaure und phosphorsaure Erden. 2. Die Umwandlung der gequollenen Stärke in Zucker wird durch den verschluckten Speichel fortgesetzt, so lange die Reaction nicht zu stark sauer ist. 3. Die Hauptveränderung im Magen betrifft die Eiweisskörper. Fibrin, Muskelsubstanz gelangen fast stets in unlöslicher Modification in den Magen, Albumin bald in löslicher, bald in unlöslicher (z. B. gekochtes Eiereiweiss), Casein ebenso (gelöst in der Milch, ungelöst im Käse); doch wird auch das gelöste Casein sofort nach dem Eintritt in den

Magen durch den Magensaft gefällt (p. 94). Ausser dem löslichen Eiweiss hat es daher der Magen im Allgemeinen mit ungelösten Eiweisskörpern zu thun. Durch die Einwirkung der Säure quellen dieselben im Magen auf und werden dann durch das Pepsin des Magensaftes gelöst, vielleicht auch in „Peptone" (p. 93) umgewandelt. Auch der Leim und die leimgebenden Gewebe (Bindegewebe, Knochenstroma) werden im Magen aufgelöst. Ob die Aufenthaltszeit der Speisen im Magen genügt diese Umwandlungen zu vollenden, ist nicht bekannt, jedenfalls gehen bei reichlichem Genuss Quantitäten von unveränderter Stärke und ungelösten Eiweisskörpern in den Darm über. — Die Masse bildet beim Uebergang in den Darm einen meist sauren Brei, den Chymus.

Die natürliche Verdauung im Magen hat man beobachtet: bei Menschen durch zufällig vorkommende Magenfisteln (Beaumont, Bidder und Schmidt); bei Thieren durch künstlich angelegte Magenfisteln, oder durch Wiederherausziehen der Nahrung, die man, in ein an einem Faden befestigten Tüllsäckchen gehüllt, hatte verschlucken lassen. Aus den Versuchen mit natürlichem oder künstlichem Magensaft (p. 94) bei Körpertemperatur („künstliche Verdauung") hat man mancherlei Rückschlüsse auf die Vorgänge im Magen gezogen.

Im Darm kommt der saure Chymus mit durchweg alkalischen Secreten in Berührung, nämlich mit Galle und Pancreassaft im Duodenum, mit Darmschleim (Darmsaft) im ganzen Darm. Dies muss zunächst eine Umwandlung der Reaction zur Folge haben, die in den äusseren (die Wand berührenden) Schichten früher zu Stande kommt, als in der Axe des Darmrohrs; in der Mitte des Dünndarms ist sie meist vollendet, die Reaction also alkalisch. Obwohl man die Eigenschaften jedes einzelnen der Verdauungssäfte einigermaassen kennt, (s. das vorige Cap.) so ist doch ihr Zusammenwirken in der natürlichen Mischung ziemlich unbekannt. Erwiesen ist, dass die Darmverdauung, soweit sie chemische Umwandlung des Inhalts, und nicht Resorption (s. unten) betrifft, auf die noch unveränderten Stärke- und ungelösten Eiweisstheile des Chymus im Sinne der vorangegangenen Processe einwirkt, also jene in Zucker und diese in lösliche Stoffe (ob Peptone? ist unbekannt) umwandelt; dass sie ferner die bis dahin noch ganz intacten Fette für die Resorption vorbereitet. Die Zuckerbildung aus der Stärke ist (da der Mundspeichel im Darme nicht mehr nachzuweisen ist) dem pancreatischen Saft und dem Darmsaft zuzuschreiben. Die Lösung der Eiweisskörper besorgt (da die Wir-

kung des in den Darm gelangten Magensaftes durch die Galle aufgehoben wird, p. 94) höchst wahrscheinlich der Darmsaft und der pancreatische Saft. Die Fette endlich werden durch den pancreatischen Saft (wahrscheinlich auch durch Galle und Darmsaft) in eine sehr feine Emulsion umgewandelt, eine Form, in der sie allein für die Resorption geeignet sind (s. unten); ein Theil derselben wird auch in seine Bestandtheile, Fettsäuren und Glycerin, zerlegt, also in lösliche, resorbirbare Producte. Letztere Wirkung tritt erst da ein, wo der Darminhalt alkalisch ist, also in der zweiten Hälfte des Dünndarms; die Fettsäuren verbinden sich hier mit den freien Alkalien zu „Seifen."

Ausser diesen, für die Resorption höchst wichtigen Umsetzungen kommen noch andere vor, die für die Resorptionsfähigkeit wie es scheint ohne Belang sind. So wird der genossene sowohl wie der aus der Stärke gebildete Zucker vor der Resorption zum Theil in Milchsäure verwandelt (schon im Magen); auch Alkohol- und Buttersäure-Gährung kommt vor (vielleicht nur unter abnormen Verhältnissen). Die Gase, welche bei diesen Gährungen geliefert werden, sind hauptsächlich Kohlensäure und Wasserstoff, zuweilen auch Kohlenwasserstoffe; die Darmgase bestehen daher hauptsächlich aus Kohlensäure, Stickstoff und Wasserstoff (vgl. p. 75). Ferner werden die meisten Salze mit organischen Säuren ganz oder theilweise in kohlensaure Salze umgewandelt (Magawly). Auch die bei der Fettzersetzung gebildeten Fettsäuren gehen weitere Zersetzungen ein, und diese liefern theils flüchtige Producte, die dem an sich fast geruchlosen Dünndarminhalt den eigenthümlichen Kothgeruch verleihen, theils Gase.

In Folge der beschriebenen chemischen Umwandlungen und der nebenherlaufenden Resorption aller löslichen oder löslich gemachten Bestandtheile und der Fette ändert sich im Laufe des Dünndarms die Beschaffenheit des Inhalts bedeutend. Die im Anfang noch vorhandenen Stärke- und unlöslichen Eiweisstheile schwinden allmählich, statt ihrer treten Zucker, Milchsäure und gelöste Eiweissstoffe auf; ebenso schwinden die zuerst beigemischten grösseren Fetttropfen und -Haufen, indem die Flüssigkeit zur Emulsion wird; die Farbe ist durch die beigemengte Galle gelb oder gelbbraun. Endlich schwinden Zucker, Eiweissstoffe und Fette ganz und gar aus der Masse, auch an Wasser wird sie immer ärmer, so dass sie am Ende des Dünndarms nur noch die Bestandtheile des Koths enthält; auch zeigt sie hier schon dessen Geruch, wegen der oben besprochnen Zersetzungen und Gährungen.

Im Dickdarm treten die Verdauungsprocesse (d. h. die Vorbereitungen für die Resorption) immer mehr zurück; neue Säfte, ausser dem auch hier gebildeten Darmsaft, kommen nicht hinzu; —

auch die Resorption beschränkt sich fast auf die Wasseraufsaugung, also Eindickung des Inhalts. Dieser, der Koth und die Gase, ist bereits besprochen (über die Kothbestandtheile s. p. 84. 90. 99. 115).

Häufig zeigt der Koth eine saure Reaction, die von freien Fettsäuren herrührt. Die Menge des Kothes, im Verhältniss zum Genossenen, hängt natürlich von dem Gehalte des letzteren an unverdaulichen Bestandtheilen ab.

Resorption. Fortsetzung (p. 115).

Resorbirte Stoffe.

Die Stoffe, welche in das Blut aufgenommen (resorbirt) werden, sind (p. 11): 1. das Oxydationsmittel, der Sauerstoff, aufgenommen durch die Athmung (Cap. III.); 2. das zu oxydirende oder zum Ersatz unverändert ausgeschiedener Körperbestandtheile dienende Material, die durch die Verdauung (p. 115 ff.) zur Aufnahme vorbereitete Nahrung; 3. die Producte der Oxydation von Stoffen, die durch Absonderung (Cap. IV.) vom Blute an die Körperorgane abgegeben und hier oxydirt worden sind; — diese Producte sind entweder gasförmig (Kohlensäure, Stickstoff) oder flüssig; sie sind ferner entweder höchste Oxydationsproducte, die das Blut nur aufnimmt, um sie an andern, dazu geeigneten Stellen aus dem Körper auszuscheiden (Kohlensäure, Stickstoff, Glycin, Kreatin, Kreatinin, etc., cf. p. 104), oder sie sind niedrigere, die zwar nicht an Ort und Stelle, wohl aber im Blute selbst, oder nach ihrer Wiederabsonderung an anderen Stellen durch weitere Oxydation weiter verwerthet werden; zu diesen letzteren gehören die meisten sog. „specifischen Bestandtheile" der Absonderungen, seien es nun Parenchymsäfte, Höhlenflüssigkeiten oder freie Secrete; der Unterschied ist nur der, dass die Bestandtheile der ersteren von derselben Stelle in's Blut aufgenommen werden, an der ihre Mutterstoffe es verlassen hatten, während die der freien Secrete an andern Stellen resorbirt werden, nachdem sie in den Kanälen des Körpers kürzere oder längere Wege zurückgelegt haben. 4. Endlich wird auch ein grosser Theil der vom Blute abgesonderten Stoffe unverändert wieder aufgenommen, entweder auf anderem Wege, oder auf demselben, wenn die physicalischen Bedingungen sich unterdess geändert haben; so Wasser, Salze, Eiweiss, kurz sog. Transsudatbestandtheile.

Zur Erläuterung des sub 3 Angeführten diene p. 11. — Ad 4. Hierher gehört die Resorption unveränderter Bestandtheile der Parenchymsäfte und Höhlenflüssigkeiten, ferner die Aufsaugung pathologischer Transsudate (Oedemflüssigkeiten, seröse

Ergüsse); offenbar wäre diese Resorption unter denselben Bedingungen, unter denen die Ausscheidung erfolgte, und in dieselben Gefässe hinein, undenkbar; es müssen daher entweder andere Bedingungen eintreten, z. B. der Filtrationsdruck des Blutes nachlassen, der ja fortwährend wechselt, oder ein anderer Weg genommen werden, z. B. durch die Lymphgefässe (s. unten). Die unveränderten Bestandtheile wahrer Secrete werden an andern Orten wieder resorbirt.

Resorptionswege.

Die Aufnahme in's Blut geschieht theils direct in die Blutgefäss-Capillaren, theils indirect durch einen Appendix des Blutgefässsystems, die Lymphgefässe. Blut- und Lymphgefäss-Capillaren liegen überall zusammen. Der vom Verdauungsapparat, namentlich vom Darm kommende Theil des Lymphgefässsystems heisst das Chylusgefässsystem.

Das Lymph- und Chylusgefässsystem bildet einen einfach verzweigten Gefässbaum (etwa wie das Venensystem), welcher mit mehreren nicht sehr starken Stämmen, Ductus thoracicus und Truncus lymphaticus communis dexter, in die Halsvenenstämme einmündet. Letzterer sammelt nur die Lymphgefässe der rechten oberen Körperhälfte und der rechten Brusthöhle, der Ductus thoracicus alle übrigen, also auch die Chylusgefässe. Ueber die Anfänge der Lymphgefässe in den Organen sind noch wenig sichere Beobachtungen gemacht. Die Einen halten das geschlossene Netzwerk der Lymphcapillaren (etwas weiter als die Blutcapillaren) für den Ursprung der Lymphgefässe, Andere lassen dasselbe erst aus feinen wandungslosen Räumen in den Geweben entspringen (mit andern Worten: sie nehmen offne Röhren als Ursprung an), Andere endlich vermuthen den Ursprung des Lymphcapillarnetzes in dem feinen Kanalsystem, welches die Zellen der Bindesubstanzen (Bindegewebe, Knochen, etc.) und ihre anastomosirenden röhrenförmigen Ausläufer bilden sollen (Virchow). — Dieselbe Ungewissheit herrscht über die Ursprünge des Chylusgefässystems in den Zotten des Dünndarms, kleinen, verschieden, meist kegelförmig gestalteten, dicht nebeneinanderstehenden Hervorstülpungen der Schleimhaut, die der inneren Darmfläche ein sammetartiges Aussehen geben. Diese Zotten sind von dem Cylinderepithel der Darmschleimhaut überzogen und besitzen längsgerichtete glatte Muskelfasern, bei deren Contraction Verkürzung der Zotte und spiralige Faltung ihrer Oberfläche eintritt (Brücke). Die Zotten enthalten nun ausser einem Blutcapillarnetz, auch die fraglichen Anfänge der Chylusgefässe, die mit einem, selten mehreren centralen Stämmchen aus jeder Zotte hervorgehen. Diese Anfänge liegen im weitesten Sinne in den die Zotte bedeckenden Epithelialzellen, da alle aus dem Darm in die Chylusgefässe dringenden Substanzen nothwendig zuerst jene passiren müssen und auch nachweislich passiren (wie man an den Fetttröpfchen beobachten kann, s. unten). Es nehmen nun die Einen eine directe Verbindung jener Epithelialzellen mit den Chylusgefässen an, und zwar durch zahlreiche anastomosirende und mit Ausläufern der Epithelzellen communicirende Zellen (Bindegewebszellen), welche in der Zotte liegen (Heidenhain); Andere nehmen ein Chyluscapillarsystem in der Zotte an, das aber abgeschlossen ist und nur durch Diffusion mit dem Epithel communiciren kann (E. H. Weber), Andere endlich leugnen auch die Chyluscapillaren (Funke, Kölliker), ja selbst das centrale Chylusgefäss (Brücke, Bruch), und nehmen eine Fortbewegung durch wandungslose Räume, durch die Maschen des

Zottengewebes an. Es sind also hier ziemlich dieselben Ansichten repräsentirt, wie für die Lymphgefässanfänge. — Ebenso streitig ist die Beschaffenheit der Epithelialzellen selbst, welche aus dem Darme nachweislich Körper aufnehmen können, deren Durchgang das Dasein von Oeffnungen voraussetzt (Fetttröpfchen, Pigmentkörnchen, Blutkörperchen, etc.). Jede Zelle hat dem Darmlumen zugewandt eine verdickte, streifige Wand, welche die fraglichen Oeffnungen enthalten muss. Nach den Einen (Brücke) ist diese Wand nur ein Schleimpfropf, die Zellen also offen, nach Andern ist sie (wofür ihr streifiges Aussehen spricht) von feinen Porenkanälchen durchbohrt (Kölliker, Welcker), oder sie besteht, an Flimmerzellen erinnernd, aus dicht pallisadenartig nebeneinanderstehenden Stäbchen, deren Zwischenräume also die Canäle repräsentiren würden (Funke, Brettauer und Steinach, Heidenhain); Andere endlich halten sie für völlig solide ohne Oeffnungen. — Eine von allen übrigen abweichende Angabe (v. Recklinghausen) lässt die in die Chylusgefässe eindringenden Körperchen die offnen zwischen den Epithelzellen liegenden kanalförmigen Fugen durchwandern welche in der Tiefe mit dem Saftkanälchennetz anastomosiren. — Ueber die in das Lymph- und Chylussystem eingeschalteten Drüsen s. unten.

Resorptionskräfte.

Die physicalischen Kräfte, welche eine Aufnahme von Flüssigkeiten in das Blut bewirken können (die Gasaufnahme ist bereits im 3. Cap. behandelt), sind für die directe Aufnahme durch die geschlossene Capillarwand wiederum (p. 84) Filtration und Diffusion; erstere wirkt wahrscheinlich nur ausnahmsweise, weil ein höherer Druck als der Blutdruck ausserhalb der Gefässe unter normalen Umständen nicht vorzukommen scheint. Dagegen kommen für die Aufnahme in die noch zweifelhaften Anfänge der Lymph- und Chylusgefässe wahrscheinlich ausserdem andere Kräfte in Betracht; sind sie z. B. offene Röhren, vielleicht Capillarattraction, u. s. w.; möglicherweise kann hier auch die Filtration eine grössere Rolle spielen, da der Druck im Lymphsystem bedeutend geringer ist, als im Blutsystem (Noll). — Welche Substanzen direct in's Blut, und welche durch das Lymphsystem aufgesogen werden, weiss man durchaus nicht. Da man in den Lymph- und Chylusgefässen noch freien Spielraum für Vermuthungen in Bezug auf die Resorptionskräfte hat, so ist man geneigt, Substanzen von sehr grossem endosmotischen Aequivalent oder solche, die gar keiner Diffusion fähig sind, kurz Alles, dessen Resorption durch Blutgefässe dem Anschein nach nur schwer oder gar nicht möglich ist, von Lymph- und Chylusgefässen resorbiren zu lassen. Dahin gehören namentlich Eiweisslösungen und Fette. Wasser und ächte Lösungen werden höchstwahrscheinlich von beiden Gefässarten aufgenommen; auch scheint die Eiweiss- und Fettresorption nicht auf

die Lymphgefässe beschränkt zu sein (dafür spricht der grössere Fettgehalt des das Darmvenenblut enthaltenden Pfortaderblutes, anderen Blutarten gegenüber).

Die Aufnahme von Stoffen mit grossem endosmotischen Aequivalent (z. B. Eiweisslösungen) könnte durch Diffusion in die Blutgefässe nur unter Abgabe enormer Wassermengen geschehen, es müsste also der Darm z. B. ausserordentliche Transsudatmassen enthalten; im Verdauungsapparat soll indess durch die Umwandlung der Eiweisslösungen in Peptone (vgl. jedoch p. 93) das end. Aequivalent namentlich in schwachsaurer Lösung um das Zehnfache und mehr herabgesetzt werden (Funke), so dass die Aufsaugung durch die Blutgefässe wohl denkbar wäre. — Hiernach würde also das Eiweiss der Nahrung als Peptonlösung vorzugsweise von den Blutgefässen, das der Parenchymsäfte dagegen durch die Lymphgefässe resorbirt werden. Die Oxydationsproducte der Parenchymbestandtheile haben fast sämmtlich ein sehr geringes end. Aeq., wodurch natürlich ihre directe Aufnahme in's Blut ausserordentlich befördert wird (p. 27).

Resorptionsstätten.

Eine der Haupt-Aufsaugungsstätten, die hier gesondert zu betrachten ist, ist der Verdauungskanal. Es werden hier aufgesogen: 1. die verdaulichen Theile der Nahrung, theils ohne Weiteres (Wasser, lösliche Salze, Zucker, Säuren, etc.), theils nach den nöthigen Umwandlungen (Stärke, Eiweissstoffe, Leim, Fette); 2. die Secrete des Verdauungsapparats (Schleim, Speichel, Magensaft, pancreatischer Saft, Galle, Darmsaft), nachdem sie ihre Function verrichtet haben, wahrscheinlich zum Theil verändert; gewisse Bestandtheile derselben (Mucin, Gallenbestandtheile p. 99) werden nicht resorbirt, sondern mit dem Koth entleert. — Die bei der Verdauung besprochenen Umwandlungen schaffen aus den zur Resorption ungeeigneten Stoffen, Stärke (Kleister), Eiweissstoffen und Leim, andere von geringem endosmotischen Aequivalent, nämlich Zucker, Peptonlösung (?), Leimlösung; ebenso aus einem Theil der Fette leicht resorbirbare Seifen (p. 123); die Hauptmasse der Fette verwandeln sie in eine Emulsion. Es sind demnach im Ganzen folgende Stoffe im Verdauungsapparat zu resorbiren: 1. Wasser (theils aus der Nahrung, theils von Verdauungssäften), 2. lösliche Salze (ebenso, zum Theil aus unlöslichen Salzen oder freien Säuren und Basen der Nahrung entstanden, p. 120 f.), 3. Zuckerarten (alle Arten direct aus der Nahrung, Traubenzucker und Milchzukker ausserdem aus der genossenen Stärke), 4. andere lösliche Stoffe der Nahrung oder der Verdauungssäfte (Pepsin u. s. w.) 5. Seifen (aus genossenen Fetten), 6. Peptonlösungen (? aus genossenen löslichen und unlöslichen Eiweissstoffen), 7. Leimlösung (aus

genossenem Leim und leimgebendem Gewebe), 8. emulgirtes (in feinen Tröpfchen vertheiltes) Fett aus der Nahrung. — Von diesen Stoffen können die 7 ersten Rubriken sowohl von den Blutgefässen, als von den Chylusgefässen resorbirt werden, wegen ihres geringen end. Aeq.; wahrscheinlich werden die ächten Lösungen unter ihnen (1—4) überwiegend von den Blutgefässen, oder gleichmässig von beiden, die übrigen aber überwiegend von den Chylusgefässen aufgenommen. Die Aufnahme der Fette dagegen ist fast ausschliesslich Aufgabe der Chylusgefässe.

Die Wege, auf welchen die Fette in sie hineingelangen, sind nach dem p. 125 f. Angegebenen entweder vollständig ausgebildete Kanäle (Oeffnungen der Zottenepithelien und Bindegewebskanalsystem bis zu dem Chylusgefäss der Zotte, HEIDENHAIN) oder sie werden ganz oder zum Theil erst von den Fetttröpfchen gebildet (p. 125), die man während der Fettverdauung alle Theile der Zotten erfüllen sieht. Sowohl für die erste als für die zweite Möglichkeit ist die Wirkung der Galle, Filtration und Diffusion von Fetten zu befördern (p. 99) ein wichtiges Hülfsmittel. Dennoch sind die Kräfte, welche den Uebergang bewirken, noch ganz räthselhaft; am wahrscheinlichsten ist eine Filtration durch den im Darme herrschenden ziemlich hohen Druck, da der Druck in den Chylusgefässen jedenfalls gering ist; die Contraction der Zotten (s. oben) kann nur die Entleerung ihrer Chylusgefässe nach den Stämmen zu, nicht aber die Aufnahme von Fett aus dem Darm bewirken; sie soll durch die Galle befördert werden (SCHIFF).

Die Fettaufnahme durch die Chylusgefässe und die begünstigende Wirkung der Galle sieht man deutlich an dem weissen, milchähnlichen Inhalt derselben nach Fettgenuss und aus der Abnahme desselben, wenn der Zutritt der Galle zum Darme durch Verschliessung des Ductus choledochus oder durch Anlegung einer Gallenfistel abgeschnitten ist (p. 99).

Eine zweite, nur ausnahmsweise thätige, aber viel besprochene und deshalb hier zu erwähnende Aufsaugungsstätte ist die äussere Haut. Alle von hier aufgenommenen Stoffe müssen zuerst die Epidermis durchwandern, deren Permeabilität wie es scheint im gewöhnlichen Zustande sehr gering ist, durch verschiedene Mittel aber (warme Bäder etc.) vorübergehend erhöht werden kann. Die Thatsachen über Resorption durch die Haut sind noch zu unsicher um hier eine Stelle finden zu können.

Die Aufsaugung der Parenchymsäfte ist ein noch sehr in Dunkel gehüllter Vorgang. Wie es scheint, werden (abgesehen von

der Resorption ächt gelöster Oxydationsproducte, p. 27), auch die unveränderten, eiweisshaltigen Transsudate beständig oder unter Umständen durch die Lymphgefässe aufgesogen, nämlich um so stärker, je stärker die Transsudation, je höher also die Spannung der Parenchymflüssigkeit im Gewebe ist. Wenigstens fliesst aus einem durchschnittenen Lymphgefäss die Lymphe um so stärker aus, je mehr man die Transsudation, durch Erweiterung der zuführenden Arterien (Durchschneidung oder Lähmung der vasomotorischen Nerven), Hemmung des Blutabflusses (Unterbindung der Venen, Compression derselben durch Muskelbewegungen), erhöht (LUDWIG, SCHWANDA); so dass vielleicht die Lymphgefässe als Regulatoren für die Secretion zu betrachten sind. Den Zustand erhöhter Spannung der Parenchymflüssigkeit, welchem hiernach durch vermehrte Lymphaufsaugung abgeholfen wird, nennt man Oedem.

Schicksale der indirect resorbirten Stoffe.

Es bleibt nun noch übrig, die indirect, durch Chylus- und Lymphgefässe, resorbirten Stoffe auf ihrem Wege bis in's Blut zu verfolgen. Sie legen diesen Weg nicht ohne Weiteres zurück, sondern ihre Mischung wird durch gewisse Organe, die Lymphdrüsen, welche in das Chylus- und Lymphgefässsystem eingeschaltet sind, beträchtlich verändert, und in eine Flüssigkeit umgewandelt, welche dem Blute, in das sie ergossen werden soll, in vieler Hinsicht ähnlich und gleichsam eine Vorstufe desselben ist. Da sich solche Organe nicht bloss im Verlaufe der grösseren Lymphgefässe finden (gewöhnliche Lymphdrüsen), sondern auch ganz dicht an den Anfängen der Chylus- und Lymphgefässe (die sog. „Follikel"), so kann man sich den ursprünglichen, durch die einfache Resorption entstandenen Inhalt der Chylus- und Lymphgefässe nicht verschaffen, man kennt daher nur den veränderten Inhalt, welcher bereits Drüsen passirt hat, den „Chylus" und die „Lymphe."

Die Follikel, welche man erst in neuester Zeit als die einfachste Form der Lymphdrüsen erkannt hat, finden sich in grosser Zahl an den Anfängen der Chylus- und der Lymphgefässe. Erstere liegen in der Darmschleimhaut entweder einzeln („solitäre Follikel," im ganzen Darm) oder in Haufen nebeneinander („PEYER'sche Haufen, Plaques" im untern Theil des Dünndarms); letztere finden sich in vielen Körpertheilen, namentlich in der Schleimhaut der Mundhöhle, des Rachens (auch die Tonsillen sind nur Follikelhaufen), des Magens, der Conjunctiva (Trachomdrüsen), in den Lungen (hier schon lange als kleine Lymphdrüsen

beschrieben), in der Milz (MALPGHI'sche Bläschen) und wahrscheinlich noch an vielen anderen Stellen. — Der feinere Bau der Follikel und Lymphdrüsen ist noch nicht sicher festgestellt (s. die histolog. Lehrbb.). Das Wesentliche scheint folgendes: der Follikel enthält Einen, die Lymphdrüse zahlreiche, von Bindegewebsgerüsten gebildete Hohlräume (Lymphräume, Alveolen), welche mit farblosen, runden, kernhaltigen Zellen (Lymphzellen) erfüllt und von Blutgefässcapillaren durchflochten sind; ein sehr zartes Fasernetz (KÖLLIKER, DONDERS, HEIDENHAIN), aus anastomosirenden Bindegewebszellen bestehend (ECKARD, HIS), stützt beides. Dieses Kanalnetz soll (ECKARD) mit den Blutcapillaren anastomosiren. Nach Anderen (BILLROTH) sind die Zellen die Matrix der Lymphzellen. In diese Hohlräume münden die zuführenden Lymph- (resp. Chylus-) Gefässe, oder deren Verzweigungen (in den grösseren Drüsen) und aus ihnen gehen die abführenden wieder hervor. Es muss also die zugeführte Flüssigkeit die Hohlräume passiren und zwischen den Zellen ihren Weg suchen, wobei sie mit dem in den Capillaren enthaltenen Blut in endosmotischen Verkehr tritt. In den meisten Follikeln sind die zuführenden Gefässchen noch nicht nachgewiesen und werden daher von Manchen geleugnet; diese halten die Follikel für Lymphdrüsenanfänge.

Die Lymphe ist eine farblose oder gelblichweisse Flüssigkeit, welche unter dem Microscop sich in ein farbloses Plasma und darin suspendirte kernhaltige Zellen (Lymphkörperchen), feine Fetttröpfchen und Kerne zerlegt; die Lymphkörperchen sind den in den Alveolen der Follikel und Lymphdrüsen enthaltenen Zellen äusserst ähnlich und stammen sicher von diesen her (vor dem Passiren grösserer Lymphdrüsen enthält die Lymphe nur sehr wenige aus den Follikeln stammende); andererseits gleichen sie völlig den farblosen Blutkörperchen. Die Lymphe gerinnt spontan, wie das Blut, nur langsamer, sie bildet einen Lymphkuchen und presst ein Lymphserum aus; sie enthält also fibrinogene und fibrinoplastische Substanz (A. SCHMIDT), jedoch letztere weniger, als das Blut (so dass Zusatz von Blut die Gerinnung beschleunigt). — Die übrigen Bestandtheile sind, ausser dem fehlenden Farbstoff, ganz die des Blutes, also Wasser, Salze, Albuminate, Fette, Zucker, Harnstoff, Extractivstoffe. — Der Chylus (schwer rein zu gewinnen, weil er sich in der Cysterna chyli und im Ductus thoracicus mit Lymphe mengt) unterscheidet sich von der Lymphe nur durch seinen enormen Fettgehalt während der Fettverdauung, der ihm ein milchweisses Aussehen giebt; das Fett bildet theils einzelne, theils gehäufte Tröpfchen, grösser als die der Lymphe.

Die Bewegung der Lymphflüssigkeiten zum Blute hin geschieht unter geringem Druck (NOLL) und sehr langsam, besonders wegen des bedeutenden Widerstands, den die Lymphdrüsen bieten müssen. Die Kräfte, welche die Bewegung unterhalten, kann man

nur vermuthen; wahrscheinlich sind es: 1. dieselben (nach p. 126 noch unbekannten) Kräfte, welche den Inhalt in die Anfänge hineintreiben; sie müssen ein allmähliches Vorrücken des Inhalts bewirken; 2. Contractionen der die Lymphgefässe umgebenden Körpermuskeln, die wegen der zahlreichen Klappen derselben den Inhalt, ganz wie den der Venen (p. 61), nach der Mündung zu auspressen; 3. die Aspiration des Thorax (p. 60), da die Mündungen der Hauptstämme, und ausserdem der grösste Theil des Ductus thoracicus, innerhalb der Brusthöhle liegen.

Bei gewissen Thieren, bei Amphibien und einigen Vögeln (Struthionen), wird die Bewegung der Lymphe durch rhythmisch pulsirende Lymphherzen (4 bei den Fröschen, 2 bei den übrigen Amphibien, 1 bei den Straussen) befördert. Ihr nervöses Centralorgan liegt nach den Einen im Rückenmark, nach Andern in ihnen selbst.

Im Blute angelangt mischen sich die Lymphbestandtheile mit denen des Blutes. In welcher Weise sie hier weiter verwerthet und umgewandelt werden, wird im nächsten Capitel besprochen.

SECHSTES CAPITEL.

Stoffwechsel des Blutes.

Nachdem in den drei vorhergehenden Capiteln die Ausgaben und Einnahmen des Blutes besprochen worden sind, ist zu erörtern, auf welche Weise sich das Blut und seine Bestandtheile in ihrer normalen absoluten und relativen Menge erhalten. Dass unter normalen Lebensbedingungen sich Einnahmen und Ausgaben des Blutes fast genau decken, zeigt die sehr constante Menge (Spannung) und Zusammensetzung des Blutes; gewisse Schwankungen kommen allerdings auch normal vor, aber nur vorübergehende; so ist es z. B. klar, dass zur Zeit der Verdauung, wo die Einnahmen so bedeutend überwiegen, eine positive Schwankung eintreten muss. Eine Bilance der Einnahmen und Ausgaben ist jedoch noch nicht zu ziehen möglich, da man bis jetzt keinen der beiden Factoren auch nur annähernd quantitativ bestimmen kann.

Wechsel der Blutkörperchen.

Ein Wechsel der chemischen Blutbestandtheile wäre denkbar, ohne dass zugleich ein Wechsel der Formbestandtheile, der Blutkörperchen, Statt fände. Indessen sprechen viele (unten zu erwähnende) Thatsachen dafür, dass fortwährend rothe Blutkörperchen zu Grunde gehen und neue entstehen; andere Thatsachen zeigen, dass die neuen rothen Blutkörperchen aus farblosen hervorgehen. Ueber die Entstehung dieser letzteren liegen ziemlich sichere Erfahrungen vor, viel weniger über Ort und Art des Ueber-

gangs der farblosen in rothe, und am wenigsten über den Modus des Unterganges der letzteren.

1. Die farblosen Blutkörperchen, identisch mit den Lymphzellen, entstehen im Geborenen höchst wahrscheinlich sämmtlich in den Lymphdrüsen und Follikeln (sowie in einigen wahrscheinlich ähnlich gebauten Organen: Thymus- und Schilddrüse) und in der Milz. Die in den ersteren Organen gebildeten werden mit der Lymphe in's Blut ergossen (p. 130), die der Milz dagegen (mit Ausnahme der Milz-Follikel, die zum Lymphsystem zu gehören scheinen) werden dem Blute direct beigemischt, zum Theil bereits in rothe umgewandelt.

Von den Lymphdrüsen und Follikeln war bereits (p. 129) die Rede. — Die Thymusdrüse, ein embryonales, nach der Geburt langsam abnehmendes, erst spät ganz verschwindendes Organ der Brusthöhle, scheint nach den neuesten Forschungen Alveolen zu enthalten, die den Lymphalveolen und Follikeln völlig entsprechen; ausserdem enthält sie degenerative Bestandtheile (Fettzellen, Amyloidkörper u. s. w.). Jene Structur und ihre zahlreichen Lymphgefässe lassen in ihr ein lymphdrüsenähnliches Organ vermuthen. — Auch in der Schilddrüse werden von Einigen (Jendrassik) lymphalveoläre Gebilde als normale Bestandtheile, die daneben vorkommenden mit colloiden Massen erfüllten Cysten dagegen als Degenerationen angesehen.

Noch unklarer und räthselhafter ist der Bau der Milz (s. d. hist. Lehrbb.) Nach der jetzt verbreitetsten Vorstellung sind die an den feinen Arterienzweigen seitlich aufsitzenden Malpighi'schen Bläschen als wahre Lymphfollikel zu betrachten (Gerlach), die Milzpulpe aber besteht aus ganz ähnlichen Räumen, wie die Alveolen der Lymphdrüsen, nur dass hier die Blutgefässe dieselbe Rolle spielen, wie in jenen die Lymphgefässe, d. h. die Capillaren der Blutgefässe münden (wie dort die freilich sinusartigen Lymphgefässenden) in die mit Lymphzellen erfüllten Alveolen, aus denen dann erst die Venen hervorgehen. Es mischen sich also die Bestandtheile des Blutes mit den hier befindlichen Lymphkörperchen. Neben dieser Mischung (die also rothe und farblose Zellen enthält) finden sich in diesen Räumen zahlreiche Uebergangsformen zwischen farblosen und rothen Blutkörperchen (s. unten) und ausserdem gefärbte Zellen und Kerne, welche man für in Rückbildung begriffene rothe Blutkörperchen hält, — letztere theits frei, theils in zellenartige Hüllen eingeschlossen (vgl. unten). Die Milzpulpe reagirt sauer, und man findet in ihr ausser sämmtlichen Blutbestandtheilen mannigfache Oxydationsproducte: Harnsäure, Hypoxanthin, Xanthin, Leucin, Tyrosin, Inosit, flüchtige Fettsäuren (Ameisen-, Essig-, Buttersäure), Milchsäure; ferner zahlreiche Pigmente, ein eisenhaltiges Albuminat, und überhaupt auffallend viel Eisenverbindungen. — Das Venenblut der Milz enthält ausnehmend viel farblose Zellen (1 auf 70 rothe, Hirt) und seine rothen Zellen zeichnen sich durch Kleinheit, geringere Abplattung, grössere Resistenz gegen Wasser, Mangel an Rollenbildungsvermögen (p. 38), vor anderen aus (Funke), Eigenschaften die man als Merkmale der Neubildung betrachtet; ausserdem enthält es, wie die Milzpulpe, zahlreiche Uebergangsformen.

Die Bildung der Lymphzellen in allen diesen Organen geschieht höchstwahrscheinlich durch Theilung in einem gewissen Grundstock von Mutterzellen. Die neugebildeten Elemente werden durch den Strom der durch die Follikel strömenden Lymphe, — in der Milz: des Blutes, — ab- und mitgerissen.

Als jene Mutterzellen ist man geneigt, wie bereits p. 130 angedeutet, die Bindegewebszellen anzusehen, deren Anastomosen das feine Netzwerk in den Alveolen und Follikeln bilden. Diese Annahme würde noch manches Andere erklären, nämlich 1. die pathologische Bildung von Lymphkörperchen in zweifellosen Bindegewebszellen bei der Leukämie, wo auch die normale Bildung der Lymphzellen in den Lymphdrüsen und der Milz krankhaft gesteigert ist (FRIEDREICH); 2. das Vorkommen von Lymphzellen in Lymphe, welche noch keine Lymphdrüsen oder Follikel passirt hat; acceptirt man die Annahme (p. 125), dass die Lymphgefässe überall aus dem Bindegewebszellennetz entspringen (VIRCHOW), so hat dieses Vorkommen, das man sonst nur durch Annahme noch unaufgefundener Follikel erklären könnte, keine Schwierigkeiten mehr; 3. endlich werden durch Vermehrung von Bindegewebszellen die den Lymphkörperchen völlig gleichenden Eiterzellen gebildet (VIRCHOW, C. O. WEBER, RINDFLEISCH).

Die massenhafte Neubildung von farblosen Blutelementen scheint auf die verschiedenen Bildungsorgane derart vertheilt zu sein, dass eines das andere ersetzen und unterstützen kann. Man schliesst dies aus der Erfahrung, dass die Exstirpation einzelner jener Organe (Milz, Thymus, Lymphdrüsen, etc.) keine nachtheiligen Folgen für den Körper hat, sondern durch vicariirende Anschwellung der übrigen compensirt wird; werden jedoch viele zugleich exstirpirt, so ist das Leben gefährdet.

Von der Blutzellenbildung im extrauterinen Leben ist die fötale gänzlich verschieden. Die ersten Blutzellen entstehen mit den Gefässen zugleich, indem die innersten Schichten der die letzteren bildenden Zellenreihen ohne weiteres Blutzellen werden und durch Theilung neue bilden (REMAK, KÖLLIKER); später, sobald die Leber gebildet ist, soll die Blutkörperchenbildung auf diese übergehen (E. H. WEBER, KÖLLIKER); jedoch ist weder der Modus deutlich, noch die Thatsache überhaupt feststehend. Einige (LEHMANN, FUNKE) schreiben sogar der Leber für das ganze Leben die Bildung neuer Blutzellen zu, und stützen sich hauptsächlich auf den Reichthum des Lebervenenblutes an farblosen Zellen und an neugebildeten rothen (ähnlich denen des Milzblutes); jedoch lassen sich diese Beobachtungen auch anders erklären (s. unten), und es sind in der Leber noch keine follikelähnlichen Organe nachgewiesen.

2. Der Uebergang farbloser Blutkörperchen in rothe geschieht wahrscheinlich überall im Blute, direct nachgewiesen ist er nur in der Milz, deren Venenblut zahlreiche Uebergangsformen enthält (p. 133). Die zu Grunde liegende chemische Umwandlung ist unbekannt, namentlich die Entstehung des Farbstoffes; man weiss

nur, dass derselbe in den neuentstandenen rothen Zellen besonders leicht krystallisirbar ist (Funke). Die Entstehung des rothen Farbstoffs scheint unter dem Einfluss des Sauerstoffs zu geschehen, denn man sieht auch Lymphe und lymphhaltige Organe zuweilen an der Luft sich röthen (Virchow, Friedreich). Der formelle Uebergang besteht nach der verbreitetsten Ansicht in einem Verschwinden des Kernes, dem eine allmähliche Abplattung der rothwerdenden Zelle folgt; zugleich scheint das Körperchen immer leichter den Diffusionsströmen zugänglich zu werden, möglicherweise durch allmählichen Schwund der Membran; die eben roth gewordenen, jungen Zellen, wie sie im Milz- und Lebervenenblute vorkommen (p. 133), quellen weniger leicht in Wasser auf und sind noch nicht so stark abgeplattet, als die gewöhnlichen, älteren, die vom Wasser leicht zerstört werden, und scheibenförmig, daher auch grösser sind.

Ein Theil der farblosen Zellen soll nicht in rothe sich verwandeln, sondern durch fettige Degeneration zu Grunde gehen (Virchow).

3. Ueber den Untergang der rothen Zellen ist noch wenig bekannt. Man hat Ursache ihn überall zu vermuthen wo Farbstoffe entstehen, da es wahrscheinlich, von manchen fast sicher ist, dass diese alle aus freigewordenem Blutfarbstoff hervorgehen (p. 26. 98); hauptsächlich also in der Milz, in der Leber, in der Niere u. s. w.

Am wahrscheinlichsten ist ein massenhafter Untergang rother Blutkörperchen in der Milz und Leber. In der Milz werden, da das Blut nach der oben erörterten Anschauung gleichsam durch die farblosen Zellen der Alveolen hindurchfiltriren muss, vermuthlich alle mit dem Arterienblut hineingelangten Zellen zurückgehalten (wenn nicht ein Theil des Blutes auf anderm Wege, z. B. durch die Follikel, die Milz durchsetzt). Hierfür sprechen zugleich die p. 133 geschilderten Spuren des Untergangs rother Elemente, die in Rückbildung begriffnen, verschrumpften Zellen, die Pigmente und eisenhaltigen Verbindungen, vielleicht auch die Oxydationsproducte; ferner der Umstand, dass das Milzvenenblut nur farblose und „junge" rothe Blutzellen enthält. — In der Leber wird der Untergang rother Blutzellen wahrscheinlich gemacht durch das Auflösungsvermögen der gallensauren Salze für die rothen Körperchen und die Bildung des Gallenpigments (p. 98), ferner durch den äusserst langsamen Blutstrom in der Leber (p. 96), endlich durch die Armuth oder den Mangel an „alten" rothen Zellen im Lebervenenblut. Dasselbe enthält, wie bereits (p. 133) erwähnt, nur „junge" rothe und viele farblose Zellen, ähnlich dem Milzvenenblut (Lehmann); woraus aber noch keineswegs auf eine Neubildung von Blutzellen in der Leber geschlossen werden darf, da die neuen Zellen der Milzvene durch die Pfortader in die Leber gelangen. Nimmt man nun an, dass die durch die übrigen Componenten der Pfortader eingeführten „alten" rothen Zellen ganz oder theilweise in der Leber

zu Grunde gehen, so muss natürlich das Lebervenenblut mehr neue Elemente enthalten, als das Pfortaderblut. — Es scheint demnach besonders der in die Artt. coeliaca und mesentericae gelangende Theil der Blutmasse seine rothen Elemente einzubüssen und zwar theils direct in der Milz und Leber (Art. hepatica), theils nachdem es Magen und Darm versorgt, in der Leber (Pfortader).

Wechsel der chemischen Bestandtheile.

Ueber den Wechsel der chemischen Blutbestandtheile ist noch weniger Sicheres bekannt, als über den der morphologischen. Man weiss zwar im Allgemeinen, wie in den beiden vorigen Capiteln erörtert ist, welche Bestandtheile das Blut einnimmt und ausgiebt, allein man kennt weder auch nur annähernd die Grössen dieses Umsatzes, noch weiss man, wie er sich auf die verschiedenen Verkehrsstellen vertheilt. Ferner weiss man so gut wie Nichts über die Frage, ob innerhalb des Blutes selbst chemische Veränderungen seiner Bestandtheile vor sich gehen. Gegen das Vorkommen von Oxydationsprocessen im Blute spricht die bereits (p. 79) erwähnte Thatsache, dass in sauerstoffhaltigem, aber kohlensäurefreiem Blute keine Kohlensäure gebildet wird. Dagegen wird (abgesehen von den Bestandtheilen der Blutkörperchen, deren Farbstoff nach p. 134 erst im Blute entsteht) gewöhnlich angenommen, dass die fibrinogene Substanz entweder im Blute oder doch in der Lymphe aus andern Eiweisskörpern (Albumin) entstehe; jedoch ist auch dies keine feststehende Thatsache, da auch sie möglicherweise, etwa wie der Zucker aus der Leber, aus irgend einem Organe fertig gebildet aufgenommen wird. Ferner wird gewöhnlich angegeben, dass gewisse leicht oxydirbare Stoffe, z. B. Fettsäuren, namentlich aber der in grossen Mengen dem Blute zugeführte Zucker, für den man nur eine offenbar unzureichende Ausscheidungsstätte im Harne kennt (p. 103), im Blute selbst zu Kohlensäure und Wasser verbrannt werden; auch hierfür fehlt es noch vollkommen an Beweisen.

Der Wechsel der chemischen Blutbestandtheile durch Secretion und Resorption lässt sich auf folgende Weise kurz zusammenfassen.

1. Der Gaswechsel des Blutes ist bereits im 3. Capitel besprochen.

2. Die unorganischen Bestandtheile werden beständig in grossen Mengen aus dem Verdauungsapparat und aus Parenchymsäften und Secreten resorbirt und ebenso an Parenchymsäfte und Secrete ausgegeben, das Wasser ausserdem durch Haut- und

Lungenathmung direct an die Atmosphäre. Die Constanz ihrer Menge im Blute wird durch folgende Mechanismen erhalten: a. das Wasser: Verarmung des Blutes an Wasser muss zunächst auf den Diffusionsverkehr des Blutes in der Art einwirken, dass von dem concentrirteren Plasma weniger Wasser an die Parenchyme und Secrete abgegeben, dagegen mehr aufgenommen wird. Ferner ist mit jeder Wasserabnahme im Blute zugleich eine Abnahme des Blutvolums, also eine Verminderung des Blutdrucks in den Gefässen verbunden, so dass auch durch Filtration weniger Wasser abgegeben wird; am meisten macht sich dies durch Verminderung des Wassergehaltes (und der Menge) der nach aussen gehenden Secrete, Harn, Schweiss, bemerklich, in den Parenchymen nur durch verminderte Prallheit. Endlich bewirkt der locale Wassermangel gewisser Parenchyme Empfindungen, welche zu erhöhter Wasseraufnahme durch die Nahrung veranlassen (Durst, s. Cap. VII.). — Umgekehrt führt begreiflich Wasserüberschuss im Blute zu vermehrter Ausgabe durch Filtration und Diffusion, welche wiederum durch Vermehrung des Harns, des Schweisses, Aufhören des Durstes, etc. sich bemerklich macht. Ueber die Vertheilung der Wasserabgabe nach Aussen s. Cap. VII. — b. Salze. Auch die Veränderungen im Salzgehalt des Blutes müssen den Diffusionsverkehr, wie sich leicht ergiebt, in einer Art modificiren, welche zu einer annähernden Constanz des Salzgehalts im Ganzen führt. Wie sich aber die Mengen der einzelnen Salze erhalten, oder ob eine gegenseitige Vertretung stattfindet, ist unbekannt.

3. Organische Bestandtheile. Da die Kräfte, durch welche organische Substanzen in das Blut ein- und aus demselben austreten, noch keineswegs sicher bekannt sind (s. Cap. IV. und V.), so kann man noch nicht den Mechanismus vermuthen, welcher, analog dem eben besprochenen für die unorganischen Stoffe, eine annähernde Quantitätsconstanz jener herbeiführte. Nur das weiss man, dass eine beständige Aufnahme organischer Nahrungsstoffe durch gewisse, noch räthselhafte Empfindungen (Hunger, s. Cap. VII.) veranlasst wird, und zwar um so stärker, je grösser der Verbrauch gewesen ist. Was hier noch über den organischen Stoffwechsel des Blutes folgt, ist hauptsächlich Recapitulation. — a. Fette, etc.: Der Austritt neutraler Fette aus dem Blute, ebenso der directe Eintritt, sind noch völlig unbegreifliche Vorgänge, die man bis jetzt nur durch Annahme vorhergehender Zerlegung,

resp. Verseifung erklären könnte. Indess ist auch noch keine Thatsache, welche einen solchen Verkehr beweisen soll, sicher festgestellt. Für die directe Fettaufnahme wird angeführt: der grössere Fettgehalt des Pfortaderblutes anderen Blutarten gegenüber (p. 97); für die Fettausgabe: das directe Entstehen der Parenchym- und Secretfette aus Blutfetten, eine Ansicht, welche immer mehr durch andere Vorstellungen über die Entstehung der Fette verdrängt wird (p. 18). Jedenfalls ist die Bedeutung des geringen Fettgehalts im Blute noch völlig unbekannt. — b. Stickstoffhaltige Körper: Die Hauptaufnahmestätte für Albuminate ist die Darmwand, von wo sie sowohl direct als indirect resorbirt zu werden scheinen; ausserdem werden fortwährend überschüssig ausgeschiedene Albuminate aus den Parenchymen, vermuthlich indirect (p. 129), wieder resorbirt. Man nimmt an, dass die Albuminate zunächst nach ihrer Aufnahme in der Form des Serumalbumins vorhanden sind. An welcher Stelle nun, und ob überhaupt im Blute selbst (p. 136), andre Blutalbuminate, namentlich die fibrinogene Substanz, daraus hervorgehen, ist noch zu erforschen; vom Hämatokrystallin ist bereits bei den Blutkörperchen (p. 135) die Rede gewesen. — Die Ausgabe von Eiweisskörpern geschieht an sämmtliche Parenchyme und viele Drüsen. Man stellt sich nun weiter vor, dass hier die Albuminate durch Oxydation zunächst in Albuminoide übergehen und als solche theils bleibende Gewebsbestandtheile werden (Leim, Chondrin, Keratin, Elastin), theils als specifische Secretbestandtheile (Mucin, Fermente) ausgeschieden werden. Weiterhin scheint dann hauptsächlich in gewissen Parenchymen (Muskel- und Nervengewebe, Fettgewebe, Leber) eine weitere Oxydation und Spaltung stattzufinden: die stickstoffhaltigen, leicht diffundirbaren Spaltungsproducte, werden theils in Secreten ausgeschieden (Glycin, Taurin der Galle durch den Koth), theils in's Blut wieder resorbirt (Glycin zum Theil als Hippursäure aus der Leber, Kreatin, Kreatinin aus den Muskeln, etc.) und von hier schliesslich an Nieren (und Schweissdrüsen ?) abgegeben, wo sie vollends theils zu Harnsäure, grösstentheils aber zu Harnstoff oxydirt (vgl. p. 104) und ausgeschieden werden. Von den stickstofflosen Spaltungsproducten ist nur wenig bekannt; man vermuthet sie in dem Glycogen und Zucker der Leber und andrer Parenchyme (s. unten), in den Fetten der Parenchyme und Secrete, u. s. w. — c. Kohlenhydrate. Der Traubenzucker des Blutes stammt theils aus dem Verdauungsapparat (direct genossen, oder

aus genossener Stärke oder anderen Zuckerarten gebildet), theils aus Parenchymen, und zwar hauptsächlich aus der Leber, den Muskeln und im foetalen Zustande aus der Placenta (s. unten). — Die Ausgabe des Traubenzuckers aus dem Blute geschieht: a) in geringen Mengen durch den Harn (p. 103); b) an gewisse Höhlentranssudate (p. 85), wo seine weiteren Schicksale unbekannt sind; c) an die Milch, wo er sich in Milchzucker umwandeln soll (? p. 112); d) angeblich zum Theile durch directe Verbrennung im Blute selbst (? p. 136); als Beweis wird angeführt, dass bei erstickten Thieren der Zuckergehalt des Harns vermehrt ist (JONES). Die Zuckerbildung in den Parenchymen erfordert hier eine genauere Betrachtung:

Zuckerbildung in Parenchymen.

A. In der Leber. Das Blut, welches (durch Pfortader und Leberarterie) ausserordentlich zuckerarm in die Leber tritt, verlässt dieselbe in den Lebervenen mit einem Zuckergehalt von 0,1 — 0,2 % (BERNARD). Schon hieraus ergiebt sich, dass der im Lebervenenblut sich findende, in der Leber gebildete Zucker nicht aus dem Stärke- oder Zuckergehalt der Nahrung stammt; in der That bleibt er auch bestehen, wenn die Nahrung absolut keinen Zucker, Stärke, oder andere zuckerbildende Substanzen enthält; — ist die Nahrung reich daran, nimmt also auch das Pfortaderblut viel Zucker vom Darme her auf, so wird natürlich auch der Zuckergehalt des Lebervenenblutes stärker, als gewöhnlich. Der in der Leber gebildete Zucker (der sich noch reichlicher aus der Lebersubstanz selbst, als aus dem Lebervenenblut gewinnen lässt), stammt direct von einem stärkeähnlichen Leberbestandtheile, dem „Glycogen“ (HENSEN, BERNARD) her. Die Umwandlung des Glycogens in Dextrin und Zucker kann durch alle Einflüsse geschehen, welche Stärke in Zucker verwandeln (verdünnte Säuren, Diastase, Ferment des Speichels, des Pancreas); in der Leber geschieht sie durch ein eigenes, noch unbekanntes „Leberferment.“

Das Glycogen soll in den Drüsenzellen der Leber in Form kugeliger, von einer albuminösen Hülle umgebener Körnchen enthalten sein (SCHIFF, BERNARD). Es ist auf verschiedenen Wegen aus der Lebersubstanz darzustellen und bildet eine in Wasser aufquellende, in der Wärme sich opalescirend lösende, weisse Masse. Das Ferment wird, namentlich weil es (angeblich durch Gerinnen) beim Erhitzen der Leber seine Wirksamkeit verliert, als Eiweisskörper betrachtet (BERNARD, vgl. p. 25). In einer Leber, deren Zucker durch Ausspritzen der Blutgefässe mit Wasser vollständig entfernt ist, findet man nach einiger Zeit, wenn nicht

das Ferment vorher unwirksam gemacht worden ist, wieder Zucker. Ist das Ferment unwirksam oder fehlt es ganz (wie bei winterschlafenden Fröschen, — SCHIFF), oder ist es durch massenhafte Umwandlung glycogener Substanzen (in's Blut injicirtes Dextrin) in Zucker, erschöpft (SCHIFF), so häuft sich das Glycogen unverwandelt in der Leber an; jedoch kann es durch andere Fermente, z. B. durch Speichel, in Zucker verwandelt werden.

Aus welchem Blutbestandtheil (denn ein andrer Ursprung ist nicht denkbar) das Glycogen, und mittelbar der Zucker, entsteht, ist nicht festgestellt. Da Kohlenhydrate in dem zugeführten Blute nicht vorkommen, so giebt es nur zwei Möglichkeiten für die Entstehung glycogener Substanz, die aus Fett (und zwar aus dem Glycerin) und die aus Eiweisskörpern.

Die erstere ist bereits p. 98 angedeutet. Die zweite wäre so zu denken, dass in der Leber Albuminate oder Albuminoide sich in Glycogen und in Nhaltige Oxydationsproducte (Glycin und Taurin der Galle) spalten. Letztere ist besonders darum wahrscheinlicher und allgemeiner angenommen, weil bei einer Nahrung aus Fett und Wasser der Zucker sehr abnimmt, während er bei Leimnahrung sich fast normal erhält (BERNARD). — Möglicherweise ist noch eine Vorstufe des Glycogens, die aber ebenfalls durch dieselben Mittel in Zucker umgewandelt werden kann, in der Leber vorhanden, da man durch Speichel oder Säuren aus Lebern, die kein gewöhnliches Glycogen enthalten, Zucker erhält (HENSEN).

Der Zuckergehalt der Leber hängt natürlich ab: 1. von dem Glycogengehalte, 2. von dem Fermentgehalte, 3. von dem Vorhandensein der Bedingungen zur Umwandlung. In letzterer Beziehung ist nur bekannt, dass eine künstliche Abkühlung auf 18—20° die Zuckerbildung aufhebt, obgleich Glycogen und Ferment vorhanden sind (beim Wiedererwärmen tritt sofort Zucker auf). Die Glycogenbildung, und somit der Zuckergehalt steht in engster Beziehung zur Nahrung (abgesehen von dem durch Zucker- oder Stärkegenuss vermehrten Zuckergehalt, p. 139). Bei reichlicher Kost, besonders Fleischnahrung, ferner während der Verdauung, ist der Zuckergehalt am stärksten, durch Hungern und Krankheiten schwindet er ganz. Auch soll der Zuckergehalt ähnliche tägliche, von den Mahlzeiten unabhängige Schwankungen zeigen, wie andere Erscheinungen der Ernährung (p. 54). — Ueber die Abhängigkeit des Fermentgehaltes ist nichts bekannt.

Das Nervensystem hat auf den Zuckergehalt der Leber einen grossen, aber räthselhaften und zum Theil noch nicht hinreichend constatirten Einfluss, — auf welchen der eben genannten drei Factoren, ist nicht bekannt. Durchschneidung des Rückenmarks unterhalb der Halsanschwellung soll die Zuckerbildung, nicht aber die Glycogenbildung aufheben, Durchschneidung oberhalb der Halsan-

schwellung dagegen beides. — Durchschneidung der Vagi vermindert und unterdrückt die Zuckerbildung, jedoch nur, wenn sie oberhalb des Abgangs der Lungenzweige geschieht (Durchschneidung unter dem Thorax hat keinen Einfluss). Reizung des centralen Vagusendes, ebenso Verletzung (Reizung) des Vagusursprungs in der Medulla oblongata (vermittels eines scharfen Instruments, — „Zuckerstich, Diabetesstich, Piqûre," BERNARD) vermehrt die Zuckerbildung der Leber so bedeutend, dass grosse Zuckermengen in den Urin übergehen, wie bei der pathologischen Harnruhr (Diabetes). Man ist nach diesen Erfahrungen geneigt die Zuckerbildung als die Folge einer Reizung anzusehen, welche von den Lungen ausgehend (?), durch die Vagi zur Medulla oblongata geleitet, hier reflectirt, und auf noch unbekannten Wegen (beim Frosche nach SCHIFF die Vorderstränge des Rückenmarks, 4. und 5. Spinalnerv, die entsprechenden Rr. communicantes des Sympathicus, Grenzstrang, Ganglion an der Art. coeliaca) der Leber zugeleitet wird. Jede Reizung auf diesem Wege, wenn die Continuität der Bahn bis zur Leber erhalten ist, muss dann natürlich denselben oder stärkeren Erfolg haben, blosse Unterbrechung der Leitung dagegen die Zuckerbildung aufheben; so würden sich die angeführten, freilich zum grossen Theil zweifelhaften Thatsachen erklären. Ob die Reizung die Bildung des Glycogens oder die Bildung oder Zufuhr des Ferments (etwa durch vasomotorische Erweiterung der Pfortaderzweige, welche es zuführen sollen, — SCHIFF) befördert, ist durchaus noch unentschieden.

B. In den Muskeln. Nachdem schon früher hin und wieder Zucker in Muskeln nachgewiesen war (POISEUILLE & LEFORT, SANSON), ist neuerdings der Zucker als regelmässiger Bestandtheil des ruhenden Muskels (G. MEISSNER) erwiesen worden (2—3 pr. mille). Der „Fleischzucker", wohl zu unterscheiden vom Muskelzucker (Inosit, p. 31), ist etwas schwerer in Alkohol löslich, als der Leberzucker, mit dem er sonst gleiche Eigenschaften hat. Eine glycogene Substanz ist im Muskel nur beim Embryo (ROUGET) gefunden worden. Nach einer anderen Angabe (J. RANKE) entsteht der Zucker erst bei der Thätigkeit des Muskels. (Vgl. Cap. X.) Höchstwahrscheinlich ist auch der Fleischzucker ein Spaltungsproduct stickstoffhaltiger Substanzen. Von dem Genuss von Kohlenhydraten ist sein Vorkommen ebenso unabhängig wie das des Leberzuckers.

C. In embryonalen Geweben. Bei einigen Thieren

(Nager, Kaninchen, Meerschweinchen) findet sich in gewissen zwischen uteriner und foetaler Placenta liegenden Zellenmassen, bei anderen (Wiederkäuer) in epithelartigen Zellen auf der inneren Oberfläche des Amnion Glycogen, welches alle Eigenschaften des Leberglycogens besitzt (BERNARD). Diese Zellenmassen („Lebermassen") sollen vor dem Auftreten der Zuckerbildung in der Leber, diese vertreten. Näheres ist noch nicht erforscht.

Constanz der Blutmenge.

Die Erhaltung der Blutmenge ist natürlich das Resultat der Quantitätsconstanz der Blutbestandtheile. Da jedoch das Wasser bei weitem die Hauptmasse des Blutes ausmacht (80%), und dem Volumen nach das Wasser dem Blutvolumen fast gleichkommt, so kommt für die Erhaltung der Blutmenge vorzüglich die der Wassermenge in Betracht, deren Mechanismus bereits (p. 137) erörtert ist. In der That stellt sich nach grossen Blutverlusten sehr schnell das Blutvolum dadurch wieder her, dass unter dem verminderten Blutdruck weniger Wasser an die Parenchyme und Secrete abgegeben und mehr resorbirt wird, dass ferner starker Durst zu vermehrtem Flüssigkeitsgenuss auffordert.

SIEBENTES CAPITEL.

Stoffwechsel des Gesammt-Organismus.

I. DIE EINNAHMEN.

Wie bereits wiederholt angegeben, nimmt der Organismus regelmässig von aussen auf: 1. Ersatzmaterial für die theils nach ihrer Oxydation in Form von „Oxydationsproducten", theils unoxydirt, unverändert ausgeschiedenen Körperbestandtheile, — Nahrung. 2. Sauerstoff, zur Oxydation der oxydirbaren Körperbestandtheile. Was über die Aufnahme des letzeren zu sagen ist, findet sich im dritten Kapitel. Die Nahrung erfordert dagegen hier eine nähere Betrachtung.

Die Nahrung.

Die Elemente der Nahrung müssen im Allgemeinen dieselben sein wie die Körperelemente (p. 13), wenn sie den Verlust der letzteren ersetzen sollen. Indessen genügt die Zuführung dieser Elemente im isolirten Zustande nicht zur Ernährung, weil sie theils zur Aufnahme in das Blut untauglich sind, theils wenn sie auch aufgenommen sind, doch ihre Zusammensetzung zu den chemischen Verbindungen, welche sie ersetzen sollen, im Organismus nicht ausführbar ist. Es können daher im Allgemeinen nur chemische Verbindungen als Nahrungsstoffe benutzt werden, und zwar nur solche, die die folgenden Bedingungen erfüllen: 1. die Verbindung muss zur Aufnahme in das Blut oder den Chylus direct oder nach der Vorbereitung durch die Verdauungsvorgänge geeignet

(„verdaulich“) sein; 2. sie muss entweder oxydirbar und den im Organismus vorhandenen oxydirenden Einwirkungen zugänglich sein, oder zum Ersatz eines unoxydirbaren Körperbestandtheils dienen können; ersterer Bedingung werden am sichersten diejenigen Verbindungen genügen, welche mit den gewöhnlichen organischen Blut- oder Gewebsbestandtheilen übereinstimmen; 3. weder sie selbst, noch eine ihrer etwaigen Oxydationsstufen darf Eigenschaften besitzen, welche den Bestand oder die Thätigkeit irgend eines Körperorganes beeinträchtigen (derartige Stoffe werden „Gifte“ genannt).

Die ad 2 genannte Bedingung wird gewöhnlich so aufgefasst dass nur die Stoffe Nahrungsstoffe sein können, welche mit Körperbestandtheilen übereinstimmen. Indessen wird die obige Fassung dadurch gerechtfertigt, dass auch andere, sonst dem Körper nicht angehörige organische Stoffe vielfach aufgenommen und verbrannt, also zu den Leistungen des Organismus verwandt werden, und dass es durchaus nicht unwahrscheinlich ist, dass sowohl organische als unorganische Körperbestandtheile durch andere ungewöhnliche ersetzt werden können (vgl. p. 35).

Kaum ein einziger der Nahrungsstoffe wird für sich allein, fast alle werden in gewissen natürlichen Gemengen genossen, welche man **Nahrungsmittel** nennt; es sind meist pflanzliche oder thierische Gewebe, oder Theile von solchen. Auch diese werden meist noch künstlich mit einander vermischt und, theils zur leichteren Verdauung, theils zur Erhöhung des Wohlgeschmacks auf mannigfache Weise zubereitet. Solche zubereitete Gemenge von Nahrungsmitteln nennt man **Speisen**.

Bei der Mischung von Nahrungsmitteln zu Speisen ist die Zufügung eines sog. „**Gewürzes**“ das Wesentlichste, d. h. eines Stoffes, der durch gewisse reizende Eigenschaften zur reflectorischen Anregung der Absonderung der Verdauungssäfte (Speichel, Magensaft, etc.) besonders geeignet ist; das gewöhnlichste Gewürz ist das Kochsalz. Die Zubereitungen der Speisen (Kochen, Braten, Bakken, etc.) haben besonders zum Zweck, der Verdauung durch Vorwegnahme einiger ihrer Verrichtungen, z. B. durch Lösen des Löslichen, Löslichmachen des Unlöslichen, Auflockern des Compacten, Zersprengen unverdaulicher Hüllen, Vorschub zu leisten.

Wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, zerfallen die Nahrungsstoffe in zwei natürliche Gruppen, welche beide nothwendig in der Nahrung vertreten sein müssen. Die erste, welche zum Ersatz unoxydabler Körperbestandtheile dient, ist die **unorganische Nahrung** und besteht wesentlich aus Wasser und Salzen; die zweite, zum Ersatz der oxydirbaren Körperbestandtheile dienende, welche also oxydirbar sein muss, ist die **organische Nahrung**.

Diese stammt wie alle organischen Stoffe (abgesehen von den wenigen künstlich aus unorganischen darstellbaren) unmittelbar oder mittelbar aus der Pflanze; denn auch die organischen Bestandtheile des Thierkörpers (welche die „thierische Nahrung" bilden) sind auf pflanzliche zurückzuführen, weil auch das fleischfressende Thier sich direct oder jedenfalls in letzter Instanz von Pflanzenfressern nährt.

Die mannigfachen organischen Verbindungen von C, H, N, O, S, u. s. w., die in der Pflanze sich bilden (p. 5), sind nur zum geringsten Theile wirkliche Nahrungsstoffe, weil viele von ihnen die oben angegebenen Bedingungen nicht erfüllen. Die von den Nahrungsstoffen unter ihnen herstammenden thierischen Stoffe müssen, wie sich leicht ergiebt, zum grössten Theile wieder als Nahrungsstoffe dienen können; indessen sind diese wieder um so werthlosere Nahrungsstoffe, je höhere Oxydationsstufen sie sind. Der Werth eines Nahrungsstoffes richtet sich nämlich vorzugsweise nach der durch ihn repräsentirten Summe von Spannkraft (p. 3), d. h. nach dem Quantum von lebendiger Kraft oder Arbeit, das aus seiner Verbrennung hervorgeht. (Ueber directe Maassbestimmungen in dieser Beziehung s. das 8. Cap.) Je höher aber die Oxydationsproducte sind, um so weniger Sauerstoff sind sie noch zu binden im Stande, um so werthloser also sind sie für die Leistungen des Organismus. Daher ist Harnstoff kein Nahrungsstoff, Kreatin ein sehr werthloser, Eiweiss, Zucker dagegen sehr werthvolle.

Aus dem Gesagten ergiebt sich leicht, dass die besten organischen Nahrungsstoffe diejenigen sein werden, welche mit den am wenigsten oxydirten Körperbestandtheilen übereinstimmen, also die Grundstoffe der drei im 1. Capitel aufgeführten Oxydationsreihen, oder Substanzen aus denen sie gebildet werden können, gleichviel ob sie aus dem pflanzlichen oder bereits aus dem thierischen Körper stammen. Diese Stoffe sind: 1. Eiweisskörper, 2. Kohlenhydrate, 3. Fette. Die ersten scheinen im Thiere aus keinem anderen organischen Körper hervorgehen zu können, so dass sie stets selbst in der Nahrung vertreten sein müssen; von den Kohlenhydraten und Fetten ist es dagegen theils nachgewiesen, theils wahrscheinlich, dass sie sowohl die einen aus den andern, als beide aus Eiweisskörpern entstehen können (p. 33, 30, 18). Möglicherweise könnten daher die Eiweisskörper als einzige organische Nahrung genügen. Diese Herleitung stimmt mit der Erfahrung überein,

welche, abgesehen von der unorganischen Nahrung, — Wasser und Salzen, — die Eiweisskörper als die nothwendigsten, Kohlenhydrate und Fette als sehr wichtige, sich gegenseitige ersetzende und durch Eiweisskörper ersetzbare Nahrungsstoffe hinstellt. Auf diese Haupt-Nahrungsstoffe folgen dann in Hinsicht des Werthes die nächsten Oxydationsproducte, also zunächst die Albuminoïde (d. h. Leim und Chondrin, denn die übrigen sind unverdaulich). Noch höhere Oxydationsstufen, wie Kreatin, etc., Fettsäuren, Milchsäure können kaum noch als Nahrungsstoffe gelten.

Einige der wichtigsten Nahrungsmittel des Menschen sind hiernach: 1. Trinkwasser, enth. Wasser und meist mehrere (bes. Kalk-) Salze; 2. Kochsalz, den Speisen zugefügt, dient zugleich als hauptsächlichstes Gewürz (p. 144); 3. Milch (vgl. p. 111) enth. Eiweisskörper (Casein, Albumin), Fette, Milchzucker, Wasser und Salze; 4. Muskeln (Fleisch), enth. von organ. Nahrungsstoffen Eiweisskörper (gerinnbare Muskelsubstanz, Syntonin, Eiweiss), Leim (Bindegewebe), Fett (vgl. Cap. X.); 5. Eier, enth. Eiweisskörper (Eiweiss, Vitellin), Fette, Milchzucker, u. s. w.; 6. Getreidefrüchte, enth. Eiweisskörper (Kleber), Stärke, Dextrin, Zucker, Fette, etc.; 7. Leguminosenfrüchte, (Erbsen, Bohnen, Linsen, u. a., enth. Eiweissstoffe (Kleber, Legumin), Stärke, Dextrin, Zucker, Fette, etc.; 8. Kartoffeln, enth. Stärke etc., wenig Eiweisskörper; 9. Baumfrüchte, Obst, enth. Zucker, Dextrin, Pflanzensäuren, wenig Eiweisskörper, Pflanzengallerte etc. 10. Gemüse (Blätter, Wurzeln und andre Pflanzentheile), enth. wenig Eiweisskörper, Zucker, Dextrin, Stärke etc. Der Nahrungswerth der einzelnen lässt sich aus der quantitativen Zusammensetzung ableiten, welche indess hier nicht berücksichtigt werden kann. Ebensowenig kann hier auf die Zubereitung und die dadurch bewirkten chemischen Umwandlungen der Nahrungsmittel eingegangen werden.

Ueber einen Versuch einer physiologischen Eintheilung der Nahrungsstoffe s. Cap. VIII.

Nahrungsaufnahme.

Die Aufnahme der Nahrung geschieht in willkürlichen Intervallen, die jedoch meist so klein sind, dass Verdauung und Aufsaugung, wenigstens bei Tage, kaum unterbrochen werden. Angeregt wird die Aufnahme durch gewisse, noch nicht hinreichend erklärte Empfindungen, Hunger und Durst, welche das Bedürfniss des Organismus nach Nahrung anzeigen. Die Organe, in denen sich dies Bedürfniss des Gesammtorganismus als Empfindung geltend macht, sind gewisse Theile des Verdauungsapparats. Eine directe örtliche Empfindung dieses Bedürfnisses ist aber, wie es scheint nur der Durst, ein Gefühl von Trockenheit und Brennen im Schlunde, hervorgerufen durch Wassermangel der Gaumen- und Rachenschleimhaut. Dieser Wassermangel ist gewöhnlich eine Theilerscheinung allgemei-

nen Wassermangels im Organismus, kann aber auch örtlich durch Austrocknung (Durchstreichen trockner Luft) oder sonstige Wasserentziehung (Genuss hygroscopischer Salze) entstehen. Gestillt wird das Gefühl gewöhnlich durch örtliche Befeuchtung der genannten Theile, welche meist durch Trinken geschieht, so dass zugleich der Gesammtorganismus Wasser erhält; — aber auch anderweite Wasserzufuhr (z. B. durch Einspritzen von Wasser in die Venen) löscht den Durst, entsprechend seiner Entstehung durch allgemeinen Wassermangel. — Der Hunger dagegen, eine drückende, nagende Empfindung des Magens und bei höheren Graden auch des Darms, kann nicht als der Ausdruck örtlichen Substanzmangels, etwa der Magen- und Darmhäute, als Theilerscheinung allgemeinen Nahrungsbedürfnisses, betrachtet werden; sondern er ist, wie es scheint, eine Empfindung von Leere im Verdauungsapparate, deren Zustandekommen noch vollkommen dunkel ist; wenigstens wird er durch Anfüllung selbst mit unverdaulichen Dingen gestillt. Später tritt freilich in diesem Falle eine vom gewöhnlichen Hunger verschiedene, ganz räthselhafte Empfindung von allgemeinem Nahrungsbedürfniss ein. Ist die Leere des Verdauungsapparats wirklich die Ursache des Hungers, so muss man daraus schliessen, dass zur Erhaltung des Körpers eine im wachen Zustande fast ununterbrochene Verdauungs- und Resorptionsthätigkeit nöthig ist.

Die Nerven, welche das Durstgefühl vermitteln, sind wahrscheinlich die des Gaumens und Rachens (Trigeminus, Vagus, Glossopharyngeus) oder einer derselben; die für den Hunger sind noch gänzlich unbekannt. Durchschneidung der Vagi, der Splanchnici hebt die Fresslust bei Thieren nicht auf.

II. DIE AUSGABEN.

Die Stoffe, welche der Organismus nach Aussen abgiebt, sind solche, welche für die Verwerthuug in demselben nicht weiter tauglich sind, also: 1. Stoffe, welche gar nicht in den Stoffwechsel übergehen können, nämlich: der unverdauliche Theil der Nahrung; 2. die Endproducte der Oxydationsprocesse im Körper (die entweder überhaupt oder wenigstens im Körper nicht weiter oxydirt werden können), namentlich Kohlensäure, Wasser, Harnstoff, Harnsäure, Stickstoff, Hornsubstanz; 3. gewisse Secretionsstoffe, welche auf innere oder äussere Oberflächen des Körpers gebracht worden sind, um hier benutzt zu werden, und welche dann irgend welcher Eigenschaften halber nicht wieder resorbirt werden können, z. B. unlösliche Gallenbestandtheile, Schleim der Verdauungssecrete,

Fett der Hautsalbe, u. s. w. — Endlich wird 4. ein Theil der unoxydirbaren Körperbestandtheile, Wasser und Salze, durch gewisse physicalische Verhältnisse fortwährend ausgeschieden, meist als Lösungsmittel für andere Auswurfsstoffe.

Die gasförmigen, flüssigen oder festen Ausscheidungen, in welchen diese Stoffe aus dem Körper entfernt werden, nennt man Excrete. Die wichtigsten sind: 1. die respiratorische Ausscheidung durch Lungen, Haut und Darm (Kohlensäure, Stickstoff, Wasser); 2. der Harn (Wasser, Salze, Harnstoff, Harnsäure, u. s. w.); 3. die flüssigen Hautabsonderungen: Schweiss (Wasser, Salze, Harnstoff, Fettsäuren, etc.), Talg (Fette, Wasser, Salze, Eiweiss); 4. der Koth (unverdauliche Theile der Nahrung und der Secrete des Verdauungsapparats); 5. die Hornabstossung (Epidermis-, Haar- und Nägelverlust).

Ausser diesen beständigen Ausscheidungen, welche meist wahre Auswurfsstoffe enthalten, giebt der Organismus zeitweise gewisse Bestandtheile ab, welche in der Oxydationsreihe so tief stehen, dass sie noch sehr gut in anderen Organismen verwerthet werden können, zu deren Aufbau oder Ernährung sie in der That dienen. Dies sind: 1. die Milch, 2. die Eier, 3. der Saamen, eiweiss-, kohlenhydrat- und fettreiche Ausscheidungen. — Auch kann man 4. das Menstrualblut (4. Abschn.) hierher rechnen.

Von den genannten Excreten sind die meisten directe Absonderungen aus dem Blute, und als solche bereits früher besprochen, nämlich die respiratorische Ausscheidung (Cap. III.), der Harn, Schweiss, Hauttalg und die Milch (Cap. IV.). Der Koth, die im Darmkanal als Abfall beim Verdauungsprocess entstehende Mischung, ist bei der Besprechung der Verdauung im 5. Cap. erörtert. Die übrigen Excrete, die Horn-, Ei- und Saamenausscheidung sind im Wesentlichen Ausscheidungen von Zellen oder Zellentheilen. Die beiden letzteren werden im 4. Abschnitt besprochen werden; die Hornabsonderung besteht in Folgendem: Diejenigen inneren und äusseren Oberflächen, welche mit geschichtetem Plattenepithel bedeckt sind, also die äussere Haut, die Mund- und Rachenschleimhaut, ein Theil der Harn- und Geschlechtsorgane und die Conjunctiva, verlieren fortwährend durch Abstossung ihre obersten Zellenlagen, nachdem diese einen eigenthümlichen Process der Schrumpfung, die sog. „Verhornung", durchgemacht haben. Die Verhornung ist Nichts als eine Vertrocknung der hauptsächlich aus Keratin (p. 24) bestehenden Zellen. — Die verhornten

Zellen der äusseren Haut, nämlich die obersten Lagen der Epidermis, die ihnen entsprechenden der Nägel und die Deckschuppen der Haare werden einfach durch Abnutzung abgerieben („abgeschilfert“); die der Schleimhäute mischen sich den sie bespülenden Secreten (Speichel, Schleim, Urin, Thränen) bei, und werden auf den daraus sich ergebenden Wegen, also durch Koth und Urin, aus dem Körper ausgeschieden. — Die Hornabstossung entfernt nicht unbedeutende Mengen Stickstoff und Schwefel aus dem Organismus und kann als ein Oxydationsproduct der Eiweissreihe betrachtet werden.

III. QUANTITATIVE VERHÄLTNISSE zwischen Einnahme, Ausgabe und Bestand.

Im Beginn des Capitels wurde als Zweck der Nahrung bezeichnet: der Ersatz der Verluste, welche durch die Ausscheidungen unorganischer und oxydirter organischer Körperbestandtheile bedingt sind. Das einfachste Verhältniss der Nahrung zum Körper wäre also das, dass sie grade hinreicht, die Ausgaben des Körpers zu decken, also das Körpergewicht zu erhalten. In diesem Falle muss natürlich nicht nur das Gesammtgewicht der Einnahmen mit dem Gesammtgewicht der Ausgaben, sondern auch, wenn die chemische Zusammensetzung des Körpers sich nicht ändern soll, die Summen der einzelnen chemischen Elemente der Einnahme mit den entsprechenden der Ausgabe übereinstimmen. Ferner muss die Quantität der Einnahme und ihrer einzelnen Elemente sich auch allen Schwankungen der Ausgabe beständig anpassen, wie sie namentlich durch den wechselnden Umfang der Oxydationsprocesse des Organismus (durch die verschiedene Grösse seiner Leistungen) bedingt werden (s. hierüber das folgde Cap.).

Nun aber geschehen die Einnahmen zum grössten Theile durchaus willkürlich und ohne dass ihre Menge nach einer genauen Kenntniss der Bedürfnisse des Organismus bemessen würde; denn die Empfindungen, welche über diese Bedürfnisse Aufschluss geben könnten, Hunger und Durst, veranlassen nur im Allgemeinen zur Nahrungsaufnahme, nicht aber zur Aufnahme bestimmter Mengen, und sehr gewöhnlich geschieht die Nahrungsaufnahme ganz ohne ihre Veranlassung. Daher ist die Aufnahme überschüssiger, oder auch unzureichender Nahrung etwas sehr Gewöhnliches. Im ersteren Falle sind folgende Möglichkeiten denkbar: 1. die Ausgaben bleiben dieselben, das Körpergewicht nimmt zu; es werden

in diesem Falle den schon vorhandenen Spannkräften des Organismus neue hinzugefügt und aufgespeichert; 2. die überschüssig aufgenommene Nahrung wird nicht verdaut, sondern unverändert mit dem Kothe wieder ausgeschieden; — dieser Fall tritt nur bei sehr grossen Ueberschüssen ein; das Resorptionsmaximum wird, was die leichter resorbirbaren Nahrungsstoffe betrifft, am leichtesten bei den Salzen*), demnächst bei den Fetten, am schwersten beim Wasser erreicht; 3. die überschüssig aufgenommenen und resorbirten Nahrungsstoffe werden ohne Weiteres sofort wieder ausgeschieden; dies kommt nur bei Wasser und Salzen vor, welche allerdings so lange gleich wieder entleert werden, bis der Körper sein gehöriges Maass davon hat (p. 137); unoxydirte organische Stoffe finden sich aber unter normalen Verhältnissen in keinem Excret mit Ausnahme der Milch, der Eier und des Saamens (p. 148); 4. der überschüssigen Aufnahme folgt eine Vermehrung des Umsatzes, der Oxydationsprocesse und Leistungen, so dass die Ausgaben sich vermehren und das Körpergewicht unverändert bleibt; 5. wäre es denkbar, dass auch ohne erheblich vermehrte Oxydation das Körpergewicht durch Vermehrung der Ausgaben sich annähernd erhält; es könnten nämlich durch Spaltung des überschüssig Aufgenommenen sich sehr spannkraftreiche und spannkraftarme Spaltungsproducte bilden, von denen die ersteren im Körper zurückbleiben, die letzteren entleert werden. Es werden auf diese Weise die Spannkräfte des Aufgenommenen gleichsam auf eine geringere Masse concentrirt, so dass zwar die Spannkräfte des Organismus, sein Gewicht aber nur wenig zunähme.

Im umgekehrten Falle der unzureichenden Nahrungsaufnahme kann 1. bei gleichbleibenden Leistungen und Ausgaben das Körpergewicht abnehmen, oder 2. bei abnehmenden Ausgaben das Körpergewicht sich erhalten. Da nun die zweite Möglichkeit stets dadurch beschränkt ist, dass eine gewisse Summe von Leistungen, somit von Verbrauch und Ausgaben zur Erhaltung des Körpers unumgänglich nothwendig ist, so muss bei anhaltend unzureichender Nahrung stets früher oder später ein Punct eintreten, von dem ab das Körpergewicht stetig abnimmt, bis das Leben unmöglich wird.

Ueber die hier erörterten, sich von selbst ergebenden Schlüsse

*) Die sehr leicht erfolgende Resorption der leicht löslichen Salze, wird bei grösseren Mengen dadurch beschränkt, dass dieselben durch ihr Wasserattractionsvermögen den Darminhalt flüssig machen und daher schnell, noch vor der Resorption, entfernt werden (Durchfall).

und Möglichkeiten experimentell zu entscheiden, ist die Aufgabe der Ernährungs-Physiologie. Durch längere Versuchsreihen an Menschen und Thieren, bei denen die Bedingungen gerade hinreichender, überschüssiger oder mangelhafter Nahrung künstlich hergestellt und sowohl die Einnahmen wie die Ausgaben im Ganzen und in ihren Elementen quantitativ bestimmt werden, sucht sie zu ermitteln: 1. welche Elemente des Körpers bei normalen Verhältnissen, ohne Erhöhung des Verbrauchs durch besondere Leistungen (hierüber s. das folgde Cap.), ausgeschieden werden müssen; hieraus ergiebt sich die zum Ersatz dieses nothwendigen Verlustes erforderliche Menge und Zusammensetzung der Nahrung; — 2. wie sich der Stoffwechsel ändert bei mangelhaftem Ersatz, und 3. wie bei überschüssiger Nahrung.

I. Nothwendige Ausgaben des Organismus und Deckung derselben durch die Nahrung.

Zur Beantwortung der Frage, welche Ausgaben unumgänglich nothwendig, welche Nahrungsmengen demnach zum Ersatz erforderlich sind, stehen zwei Wege offen, von denen indess keiner ganz zum Ziele führt. Der erste ist der, einem Menschen oder Thiere die geringste Nahrungsmenge zu reichen, welche eben noch zur Erhaltung des Körpergewichtes hinreicht, und die in diesem Zustande gemachten Ausgaben zu analysiren, deren Elemente dann mit denen der Nahrung quantitativ übereinstimmen müssen. Der zweite besteht darin, einem Thiere jede Nahrung zu entziehen; man ist dann sicher, dass keine unnütze Ausgabe gemacht wird, und kann aus der Analyse der während des Hungerns gemachten Ausgaben auf die nothwendigen Nahrungselemente schliessen.

Die erste Methode leidet hauptsächlich an folgenden Fehlern: 1. an dem Uebelstand des Herumprobirens (tâtonnement), welches schwer zu einem genauen Resultate führt; 2. an der Schwierigkeit, jeden nicht wesentlichen Verbrauch (durch Bewegung, u. s. w.) auszuschliessen; 3. an der Unsicherheit, ob die Nahrungsmenge, welche eben hinreicht das Körpergewicht zu erhalten, nicht bei einer anderen, zweckmässigeren Zusammensetzung der Nahrung noch geringer gefunden worden wäre, oder mit andern Worten, ob in den Ausgaben nicht sich noch solche befinden, die durch überschüssige Einnahme bedingt sind; 4. an der Schwierigkeit der Kothverrechnung; der Koth enthält (Cap. V.) nicht nur wahre Ausgaben des Stoffwechsels (Darmsecrettheile), sondern auch, und zwar der Hauptmasse nach, die unverdaulichen Nahrungsbestandtheile, also Stoffe die gar nicht den zu ersetzenden Körperausgaben beigerechnet werden können, sondern ganz von der Beschaffenheit der Nahrung, also vom Zufall abhängen. So nimmt z. B. der Koth

der Pflanzenfresser fast die Hälfte der Gesammtausgabe ein (Pferd: 40—50%, VALENTIN, BOUSSINGAULT; Kuh: 34,4% BOUSSINGAULT) wegen des bedeutenden Gehalts der pflanzlichen Nahrung an unverdaulichen Bestandtheilen; der der Fleischfresser ist dagegen sehr unbedeutend (Katze: 1%, BIDDER & SCHMIDT); der der Omnivoren steht in der Mitte (Mensch: 4—6,8%, VALENTIN, BARRAL, HILDESHEIM; Schwein: 19,9%, BOUSSINGAULT) und schwankt je nach der augenblicklichen Ernährungsart. Man muss nun, um diesen höchst schwankenden und unwesentlichen Factor aus der Ausgabenberechnung zu eliminiren, entweder den Koth ganz unberücksichtigt lassen, wobei man aber den Fehler macht, die ihm beigemengten, freilich geringfügigen, wirklichen Ausgaben zu übersehen, — oder man müsste Nahrungsmittel wählen, die gar keine unverdaulichen Bestandtheile enthalten, ein noch nicht gemachter Versuch. — Die zweite (Hunger-) Methode leidet an dem noch viel grösseren Fehler, dass im hungernden Thiere die Functionen bald sehr mangelhaft werden, so dass Verbrauch und Ausgaben geringer werden, als sie bei eben zureichender Nahrung sein würden.

Von den nach diesen Methoden gewonnenen Resultaten sind die über die relativen Mengen der Auswurfsstoffe die sichersten, und auch die wichtigsten, weil sie zugleich darüber belehren, auf welchem Wege die verschiedenen Körperelemente ausgeschieden werden. Es vertheilt sich nämlich:

1. Die Gesammtausgabe, nach Abzug der äusserst schwankenden Kothmenge (s. oben), etwa zu gleichen Theilen auf den Harn einerseits, auf Schweiss und respiratorische Ausscheidung andrerseits. Vernachlässigt sind hierbei: die im Kothe enthaltenen wahren Ausgaben (Gallenbestandtheile, etc.), die Talg- und die Hornabstossung, über welche keine Bestimmungen existiren. Bei den Fleischfressern ist die Harnausscheidung meist etwas grösser, als die übrigen zusammen; bei den Pflanzenfressern beträgt sie dagegen nur $1/8$ bis $1/3$ der übrigen. Die Ursache hiervon liegt besonders in den grösseren Kothmengen.

2. Die Elemente, welche die unorganischen Bestandtheile des Körpers (Wasser und Salze) zusammensetzen und welche in denselben Verbindungen sowohl ausgeschieden, als ersetzt werden, vertheilen sich folgendermassen:

a. das Wasser. Abgesehen von der stets geringen Ausgabe durch den Koth, hängt seine Vertheilung auf die übrigen Ausscheidungen hauptsächlich von der Temperatur und dem Wassergehalt der Atmosphäre ab: die Wasserabgabe durch die Lungen ist annähernd constant, weil hier eine stets gleich grosse und gleich feuchte Oberfläche durch Vermittlung einer stets bewegten Luftschicht, mit der Atmosphäre in Verkehr tritt; die respiratorische Wasserabgabe durch die Hautathmung lässt sich ferner nicht

von der durch den Schweiss trennen; man kann also beide zusammenfassend sagen, dass sich die Hauptwasserausgabe auf Lungen, Haut und Nieren vertheilt. Aus leicht ersichtlichen Gründen überwiegt nun von den beiden letztgenannten bei trockner, warmer Luft die erstere, bei feuchter und kalter die letztere. (Dass die Gesammtmenge des ausgeschiedenen Wassers direct von der Aufnahme abhängt, ist bereits p. 137 angedeutet; ferner s. unten bei der überschüssigen Nahrung.) — Bei Fleischfressern wird fast alles Wasser (bis zu 90 %) durch den Urin, bei Pflanzenfressern grosse Mengen (bis 60%) mit dem Koth entleert.

b. die Salze werden hauptsächlich durch den Urin, einige, besonders Chlornatrium, durch den Schweiss, die unverdaulichen durch den Koth entleert (ebenso die überschüssig genossenen, p. 150. Anm.).

3. Die Elemente der (oxydirten) organischen Körperverbindungen, werden zum grössten Theil in unorganischen Oxydationsproducten, zum geringen noch in organischen Oxydations- oder Spaltungsproducten entleert, und zwar:

a. der Kohlenstoff zum bei weitem grössten Theile (über 90 %) in Form von Kohlensäure durch die respiratorische Ausscheidung; ein geringer Theil in niedrigeren Oxydationsproducten durch die übrigen Ausscheidungen (im Harnstoff, Harnsäure, etc., in der Hornsubstanz, dem Hauttalg, in den Secretbestandtheilen des Kothes, u. s. w.).

b. der Wasserstoff der organischen Körperbestandtheile grösstentheils in Form von Wasser, zusammen mit dem als solches im Körper vorhanden gewesenen (s. 2.). Ein geringer Theil verlässt den Organismus in den ad a. genannten organischen Verbindungen.

c. der Sauerstoff der organischen Verbindungen des Körpers, zusammen mit dem als Oxydationsmaterial aufgenommenen (welcher etwa das 3 bis 10fache des auszuscheidenden Theils des ersteren beträgt), wird zum bei weiten grössten Theil in den höchsten Oxydationsproducten, Kohlensäure und Wasser (s. a. und b.), zum geringsten in den niederen (s. a.) ausgeschieden.

d. der Stickstoff wird sämmtlich in Spaltungsproducten entleert, und zwar zum allergrössten Theile als Harnstoff durch Harn und Schweiss, ausserdem als Harnsäure, Harnfarbstoff, Hornsubstanz, Gallenbestandtheile und als reiner Stickstoff (durch respiratorische Ausscheidung, p. 76).

e. der Schwefel (namentlich von Albuminaten des Körpers herrührend) verlässt den Körper etwa zur Hälfte als Schwefelsäure, in schwefelsauren Salzen durch den Harn, zur andern in organischen Verbindungen durch die Hornabsonderung und den Koth (Keratin, Taurin).

Weit unsicherer noch sind die Angaben über die absolute Grösse der Minimalausgabe oder der zu ihrer Deckung nöthigen Minimalnahrung, namentlich wegen der Unsicherheit der oben (p. 151) angeführten Ermittelungsmethoden. Es ergeben sich folgende allgemeine Gesichtspuncte:

1. Das Ausgabe- oder Nahrungs-Minimum ist um so grösser, je kleiner das Thier ist. Um von der absoluten Grösse unabhängig zu sein, bestimmt man die Stoffwechselgrössen pro Kilogramm Thier (auf 24 Stdn.); man findet nun, dass z. B. ein Kilogramm Taube weit mehr umsetzt als ein Kilogramm Hund, dies wieder mehr als ein Kilogramm Mensch. Es erklärt sich dies aus der grösseren Lebhaftigkeit der Lebensprocesse in kleineren Organismen; so muss z. B. wegen ihrer verhältnissmässig grossen Oberfläche zur Erhaltung der Temperatur weit mehr Wärme producirt werden, als in den grösseren.

2. Das Gesammtnahrungsminimum stellt sich bei einer bestimmten Mischung der Nahrung am niedrigsten; diese Mischung bezeichnet man als die „vollständige Nahrung"; sie enthält Eiweisskörper, Fette oder Kohlenhydrate, Wasser und Salze in bestimmten Verhältnissen; letztere am wenigsten, Wasser am meisten.

3. Das günstigste Verhältniss dieser vier Factoren zu einander, d. h. das Verhältniss, bei welchem die geringsten Quantitäten zur Erhaltung des Körpergewichts hinreichen, ist für verschiedene Zustände (Alter, Geschlecht, Lebensweise) verschieden.

4. Bis zu einem gewissen Puncte kann durch Vermehrung der Fett- (oder Kohlenhydrat-) Nahrung die nöthige Eiweissnahrung bedeutend herabgesetzt werden; — vielleicht (HOPPE) weil jene leichter oxydirbaren Stoffe die Einwirkung des Sauerstoffs von den Eiweisskörpern abziehen (s. unten).

5. Das Gesammtnahrungsminimum ist um so grösser, je mehr der Organismus bereits durch überschüssige Nahrung (s. unten) gemästet ist.

Die absoluten Zahlen für das Minimum des Stoffwechsels, welche nach den oben angegebenen Methoden gefunden sind, haben wegen der ebendaselbst erör-

terten Mängel höchstens dann einigen Werth, wenn genau alle Versuchsbedingungen mit aufgeführt werden. Ihre Angabe kann daher hier unterbleiben.

2. Unzureichende Aufnahme.

Schon oben (p. 150) ist angedeutet worden, dass bei anhaltend unzureichender Nahrung nothwendig ein Zeitpunct eintreten muss, von dem ab das Körpergewicht stetig abnimmt. Bei vollständigem Mangel der Nahrung, beim Hungern, tritt dieser Punct natürlich gleich im Anfang ein, und früher oder später, je nach dem Zustande des Thieres vor dem Beginn des Hungerns, folgt ihm ein Zeitpunct, wo auch die Functionen, mithin die Ausgaben, abzunehmen beginnen; diese Abnahme dauert bis zum Tode. Der Stoffwechsel des Hungernden beschränkt sich auf Verbrennung von Körperbestandtheilen durch den fortwährend eingeathmeten Sauerstoff und Ausscheidung der Oxydationsproducte nebst unverbrennlichen Körperbestandtheilen (Wasser und Salzen). Ein Ersatz findet für den Gesammtorganismus nicht statt, wohl aber möglicherweise für einzelne Theile desselben, indem durch Vermittlung des Blutes Theile, welche spannkraftreiche Materialien im Ueberschuss besitzen, dieselben anderen übergeben, welche bereits daran Mangel leiden.

Beobachtungen des Stoffwechsels Hungernder (sog. „Inanitionsversuche") existiren begreiflich für längere Beobachtungszeiten nur bei Thieren, hauptsächlich Tauben (Chossat), Hunden (Bischoff und Voit) und Katzen (Bidder und Schmidt).

Aus den Beobachtungen hungernder Thiere ergiebt sich Folgendes: 1. Mit dem Beginn des Hungerns nimmt das Körpergewicht, die Leistungen und die Ausgaben des Thieres ab; die Abnahme der letzteren bedingt natürlich eine von Tag zu Tage geringer werdende Verminderung des Körpergewichts, da die Grösse der Ausgaben nach Abzug des aufgenommenen Sauerstoffs zugleich die Grösse des Gewichtsverlustes ausdrückt. Die Abnahme der Leistungen, welche innig mit der Abnahme der Ausgaben zusammenhängt (s. d. folgende Cap.), zeigt sich besonders in einer Verminderung der Temperatur, der Puls- und Athemfrequenz, — die ihr zu Grunde liegende Verminderung der Oxydationsprocesse in der Verminderung der Sauerstoffaufnahme. — 2. Die Abnahme der Ausgaben trifft nicht alle Bestandtheile derselben gleichmässig. Die bedeutendste Aenderung erfährt die Zusammensetzung der Ausgaben bei den Pflanzenfressern; denn alle hungernden Thiere müssen sich wie Fleischfresser verhalten, weil sie nur von (ihren eigenen) thierischen Bestandtheilen leben; — so nimmt bei hungernden Pflanzenfressern der Harnstoffgehalt

der Ausscheidungen im Anfang zu (p. 106). Dagegen nimmt im Allgemeinen der Harnstoffgehalt der Ausscheidungen mit zunehmender Hungerzeit ab, ein Beweis, dass die Verminderung der Oxydationsprocesse im Organismus auch die Oxydation stickstoffhaltiger Körperbestandtheile (Eiweisskörper) betrifft. — 3. Nachdem das Thier einen gewissen Bruchtheil seines Körpergewichts verloren hat, tritt (nach verschieden langer Zeit) der Tod „durch Verhungern" ein. Zeit und Verlustgrösse richten sich nach dem Zustande des Thieres beim Beginn des Hungers. Gemästete Thiere (s. unten) brauchen erst eine gewisse Zeit bis ihr Körpergewicht das des nur zureichend ernährten Thieres erreicht hat; diese Zeit haben sie vor letzterem voraus, da jetzt erst eine Abnahme der Ausgaben und Leistungen, also das eigentliche Hungern beginnt. So sterben junge, magere Tauben schon nach Verlust von $^1/_4$ ihres Gewichts (nach 3 Tagen), ältere, fette dagegen erst, wenn sie fast die Hälfte verloren haben (nach 13 Tagen) (Chossat). — 4. In der Leiche zeigt sich der Gewichtsverlust der einzelnen Körpertheile durchaus verschieden; am meisten geschwunden ist der Fettinhalt der fetthaltigen Bindegewebszellen, oder kurzweg „das Fett"; das ganze Gewebe hat 91—93 $^0/_0$ verloren (d. h. es ist nur die Bindegewebssubstanz zurückgeblieben); fast ebenso viel verliert das Blut, dann die Baucheingeweide und die Muskeln; am wenigsten dagegen, nämlich fast Nichts, das Gehirn (etwas mehr das Rückenmark). Dieser ungleiche Verlust deutet auf das schon (p. 155) angedeutete Verhalten, dass durch Vermittelung des Blutes zwischen den verschiedenen Organen eine gewisse intermediäre Aushülfe mit Material stattfindet, dass die mehr verbrauchenden Organe auch reichlicher versorgt werden; letzteres ergiebt sich nicht nur aus dem geringen Gewichtsverlust des Gehirns, dessen Thätigkeit bis zum Tode unvermindert fortdauert, sondern auch aus dem geringeren Verluste der häufig gebrauchten Muskeln im Vergleich zu dem der unthätigen. Da unter den stark verminderten Bestandtheilen Fett und Muskeln die Hauptmasse ausmachen, so wird gewöhnlich angegeben, dass der hungernde Organismus auf Kosten seines Fettes und seiner Muskeln („seines Fleisches") lebt. Einige Forscher (Schmidt, Bischoff und Voit) haben sogar aus dem Stickstoffgehalt der Ausgaben auf die verbrauchte Muskelsubstanz zurückgerechnet und den Rest der aus organischen Körperbestandtheilen hervorgehenden Ausgaben (berechnet aus der Kohlensäure) für verbrauchtes Fett verrechnet.

Der Entziehung aller Nahrung steht die nur unvollständige Ernährung gegenüber; diese kann quantitativ oder qualitativ unvollständig sein, d. h. sie enthält entweder sämmtliche Bestandtheile der „vollständigen Nahrung" (p. 154), aber in ungenügender Menge, oder sie enthält nicht alle Bestandtheile derselben. Die quantitativ ungenügende Nahrung führt zu Erscheinungen, die denen des Hungers völlig gleich sind, nur bei weitem langsamer ablaufen. — Die qualitativ ungenügende Nahrung führt bei den meisten Combinationen ebensoschnell zum Hungertode, wie vollständiges Hungern, nur unter geringerer Abnahme des Gesammtgewichts. Bei vollständiger Entziehung des Wassers*) (SCHUCHARDT) nehmen die Thiere sehr bald auch nichts Festes, bei Entziehung aller festen Nahrung (BISCHOFF und VOIT, CHOSSAT) sehr bald auch kein Wasser mehr auf, so dass beides de facto dem Gesammthunger gleichkommt. — Bei manchen Combinationen scheitert die Beobachtung an dem geringen Resorptionsmaximum, so dass man die Wirkung grosser Mengen nicht studiren kann, — oder an eintretenden krankhaften Erscheinungen (z. B. Diarrhöe bei Fütterung mit Zucker und Wasser). Am wichtigsten sind die Versuche, bei denen einer der beiden organischen Hauptnahrungsstoffe, Eiweisskörper oder Fett (resp. Kohlenhydrate p. 145), dem Thiere vorenthalten wird. Hier ist der Gesammtverlust bedeutend geringer, als beim Hunger; beide Nahrungsstoffe können sich also bis zu einem gewissen Grade ersetzen. Bei der Entziehung der Eiweissnahrung (Nahrung aus Fett und Wasser, oder Fett, Kohlenhydraten und Wasser) ist bei geringerer Gewichtsabnahme die Harnstoffausscheidung bedeutend vermindert, also die Oxydation der N haltigen Körperbestandtheile herabgesetzt. Bei der Entziehung des Fettes tritt, wenn die Nahrung dafür Kohlenhydrate enthält, keine bedeutende Veränderung des Stoffwechsels ein. Fehlen auch diese, so bemerkt man eine starke Vermehrung der Harnstoffausscheidung also eine vermehrte Oxydation N haltiger Bestandtheile, so dass zur Erhaltung des Lebens bedeutend mehr Eiweisskörper aufgenommen werden müssen (vgl. p. 154).

3. Ueberschüssige Aufnahme.

Wie bereits (p. 149) erwähnt, ist die Aufnahme gewöhnlich

*) d. h. auch des in den organischen Nahrungsmitteln enthaltenen, denn das Wassertrinken entbehren viele Thiere sehr gut (z. B. Katze, Bidder und Schmidt; — Kaninchen saufen nie).

grösser, als sie zur Deckung der nothwendigen (Minimal-) Ausgaben, also zur Erhaltung des Körpergewichts sein müsste; entweder in einzelnen, oder in allen ihren Bestandtheilen. Es ist nun zu entscheiden, welche der p. 149f. angedeuteten Möglichkeiten bei überschüssiger Nahrungsaufnahme, „Luxusaufnahme,“ eintritt. Die Frage vereinfacht sich dadurch, dass man ausschliesst: 1. jede Aufnahme, die das Resorptionsmaximum überschreitet (p. 149), weil diese gar nicht in den Stoffwechsel übergeht; 2. jede Mehraufnahme, welche zur Deckung vermehrten Verbrauchs, d. h. durch vermehrte Leistungen (Wärmebildung, mechanische Arbeit, — s. d. folgde Cap.), erforderlich ist, — sog. „Arbeitsconsumption.“

Es sind ferner sofort aus der Betrachtung fortzulassen die überschüssig aufgenommenen unorganischen Nährstoffe, Wasser und Salze; denn, wie bereits erwähnt (p. 137), entledigt sich der Körper sofort jedes Ueberschusses derselben durch directe Ausscheidung aus dem Blute, — des Wassers durch Haut und Nieren (über die Vertheilung zwischen beiden s. p. 152) — der Salze durch die Nieren.

Es bleiben demnach noch die überschüssig aufgenommenen organischen Nahrungsstoffe und für diese drei Möglichkeiten übrig: 1. sie werden einfach im Organismus zurückbehalten; 2. sie werden schnell oxydirt und ausgeschieden; 3. sie werden gespalten, zum Theil oxydirt und ausgeschieden, ein andrer, spannkraftreicher Theil zurückbehalten (p. 150); — im ersten Falle würde das Körpergewicht zunehmen, die Ausgaben constant bleiben, — im zweiten die Ausgaben zunehmen, das Körpergewicht constant bleiben, — im dritten beide zunehmen. Die Erfahrung hat nun gelehrt, dass bei überschüssiger Ernährung des Organismus derselbe am Gewicht zunimmt, dass aber ferner auch die Ausscheidung von Oxydationsproducten gesteigert ist, namentlich bei reichlicher stickstoffhaltiger Kost die Harnstoffausscheidung, dass endlich nie unoxydirte Stoffe in die Ausscheidungen übergehen. Die erste der oben angedeuteten Möglichkeiten ist also durch die Zunahme der Ausscheidungen ausgeschlossen. Die zweite, gegen welche bereits die Gewichtszunahme des überschüssig ernährten Körpers spricht, würde ferner eine den erhöhten Oxydationsprocessen entsprechende Erhöhung der Sauerstoffaufnahme und der Leistungen erfordern. Das Gesammtresultat der letzteren könnte bei ruhendem Zustande des Organismus nur in einer erhöhten Wärmebildung gesucht

werden (s. Cap. VIII.). Dies beides ist in der That vorhanden (schon die erhöhte Verdauungsthätigkeit erfordert einen grösseren Aufwand und liefert mehr Wärme durch Secretionen und Bewegungen); aber offenbar in zu geringem Maasse, um der zweiten Annahme zu genügen. Möglicherweise aber ist die sofortige Oxydation für einen Theil der Luxusaufnahme, vielleicht für die stickstofflose, dennoch die Regel (vgl. unten).

Folgende Thatsachen sprechen für den dritten der obigen Vorgänge, nämlich für das Eintreten von Spaltungsprocessen, bei überschüssiger stickstoffhaltiger Nahrung: Bei reichlicher Zufuhr von Nahrungsstoffen innerhalb der Grenzen des Resorptionsmaximums nimmt der Organismus an Gewicht und in Bezug auf seine Bestandtheile hauptsächlich an Fett zu, er wird „gemästet," seien nun die stickstoffhaltigen oder die stickstofflosen Nahrungsstoffe über das Minimum erhöht; bei reichlicher Zufuhr der ersteren mehrt sich ausserdem die Harnstoffausscheidung. Wird bei gleichbleibender Stickstoffzufuhr, die Zufuhr der Fette oder Kohlenhydrate erhöht, so sinkt die Harnstoffausscheidung. Diese Thatsachen lassen sich durch folgende Annahmen erklären (F. Hoppe): 1. Die Aufnahme überschüssiger stickstoffloser Substanzen (Fette, Kohlenhydrate), welche leicht oxydirbar sind, nimmt einen Theil des im Körper vorräthigen Sauerstoffs in Beschlag, verhindert dadurch die Oxydation anderer schwerer oxydirbarer Körperbestandtheile, und begünstigt auch die Anhäufung von leicht oxydirbaren Körperbestandtheilen, da sich die oxydirenden Einflüsse jetzt auf eine grössere Masse leicht oxydirbaren Materials zu vertheilen haben; es tritt also namentlich eine Vermehrung des Fettes im Körper ein, wobei es unentschieden bleibt, ob dies Fett anderweit entstanden und nur vor der Oxydation durch die Luxusaufnahme bewahrt (s. unten), oder ob es aus den überschüssigen stickstofflosen Aufnahmen selbst gebildet ist. 2. Ueberschüssig aufgenommene stickstoffhaltige Nahrung (Albuminate, Albuminoide) wird im Organismus an gewissen, noch nicht sicher bekannten Stellen gespalten in stickstofflose (Fette, Glycogen, Zucker) und stickstoffhaltige Atomcomplexe, welche letztere schliesslich als Harnstoff, resp. Harnsäure und Hippursäure, in den Harn übergehen; es bleibt also ein sehr spannkraftreicher Bestandtheil im Körper zurück (p. 150). 3. Da die Spaltung mit einer Oxydation verbunden ist, so wird sie durch Einflüsse, welche den Sauerstoffvorrath des Organismus anderweitig in Beschlag nehmen, beeinträchtigt. Es wird daher

(s. sub 1.) gleichzeitige überschüssige Aufnahme von stickstoffhaltigen und stickstofflosen Nahrungsstoffen: a. die Anhäufung stickstoffloser Producte, entweder aus der Spaltung der stickstoffhaltigen oder direct aus der stickstofflosen Nahrung entstanden, begünstigen, also den Körper fett machen; b. die Spaltung des stickstoffhaltigen Stoffe beeinträchtigen, so dass sie sich ungespalten (als leimgebendes Gewebe, Muskelsubstanz, etc.) im Körper anhäufen und somit auch die Harnstoffausscheidung vermindert wird. Die gleichzeitige Mästung mit Eiweisskörpern und mit Kohlenhydraten oder Fetten ist daher die vortheilhafteste.

Als Hauptorte der Spaltung N haltiger Substanzen scheinen angesehen werden zu können: die Leber (p. 138 ff.), die Muskeln (p. 141 und Cap. X.), vielleicht auch das Nervensystem. Die nächsten Schicksale der Spaltungsproducte sind noch fast unbekannt.

Die hier gegebenen Erörterungen sind vorläufig noch als unvollständig bewiesene Annahmen festzuhalten. Das höchst complicirte Untersuchungsmaterial, welches zu ihnen geführt hat (Boussingault, Bidder & Schmidt, Bischoff & Voit, F. Hoppe, u. A.), kann hier keine Darstellung finden. Es mag noch zur Vermeidung von Irrthümern bemerkt werden, dass das Wort „Luxusaufnahme", welches hier nur zur Bezeichnung überschüssiger Aufnahme gebraucht worden ist, wohl von der in einem Theile der hierhergehörigen Literatur so genannten „Luxusconsumption" zu unterscheiden ist, welche bedeutet: „Consumption (Oxydation) eines Gewebsbildners (z. B. Eiweiss, zu Harnstoff) im Blute, also ohne dass er seiner Bestimmung gemäss erst zum Gewebsbestandtheil geworden ist." Es war deshalb eine Streitfrage, ob eine „Luxusconsumption" existire oder nicht. Nach dem hier p. 136 und 159 Gesagten würde sie in diesem Sinne nicht existiren.

Dass überschüssige Aufnahme die Regel ist (p. 149), geht daraus hervor, dass das Gewicht (und die Dimensionen) des Organismus von der Entstehung an beständig bis zu einem gewissen Puncte zunehmen (Wachsthum), und dass von da ab beim Manne und Weibe gewisse regelmässige Ausgaben unoxydirten Materials erfolgen, beim Manne die Saamenentleerungen, beim Weibe die Menstrualblutungen und die Ausgaben für das sich entwickelnde Ei, später die Milchabsonderung zur Ernährung des Kindes. Vgl. hierüber den 4. Abschnitt.

ZWEITER ABSCHNITT.

Die Leistungen des Organismus.

ACHTES CAPITEL.

Kraftwechsel des Organismus im Allgemeinen und Beziehung desselben zum Stoffwechsel.

In der Einleitung ist auseinandergesetzt, das in den thierischen Organismen eine beständige Umwandlung von Spannkräften in lebendige Kräfte stattfindet. Die Spannkräfte sind in zwei von einander getrennten Stoffen repräsentirt, nämlich einerseits dem in den Körper eingeführten atmosphärischen Sauerstoff, andererseits den oxydirbaren Körperbestandtheilen, welche in Form von Nahrung in den Körper eingeführt sind. Es werden demnach fortwährend spannkraftführende Stoffe in den Körper eingeführt. Ferner ist bereits angegeben, das die aus der Verbindung jener Stoffe hervorgehenden Producte, die Oxydationsproducte des Körpers, beständig aus dem Organismus herausgeschafft werden. Ebenso werden nun auch die im Körper frei gewordenen lebendigen Kräfte beständig an Körper der Aussenwelt übertragen, welche nicht zum Organismus gehören, also gleichsam nach aussen abgegeben. Ebenso jedoch, wie die stoffliche Ausgabe des Körpers hinter der Einnahme immer um so viel zurückbleibt, dass ein bestimmter Körperbestand da ist, so bleibt auch die Kraftausgabe hinter der Krafteinnahme immer um so viel zurück, dass der Organismus einen bestimmten Kraftvorrath enthält, und zwar theils Spannkraft, in dem noch unoxydirten Körpermaterial, — theils schon lebendige Kraft, — in Form seiner Wärme. — Neben dem

Stoffwechsel des Organismus zeigt also der Kraftwechsel völlig parallele Bilanceverhältnisse.

So wie im vorigen Capitel die Einnahmen und Ausgaben an Stoffen erörtert und mit einander verglichen wurden, so hat das jetzige dieselben Aufgaben für den Kraftwechsel zu erledigen, ferner das Verhältniss des letzteren zum Stoffwechsel soweit möglich festzustellen.

I. DIE EINFÜHRUNG VON SPANNKRÄFTEN.

Obwohl die hier in Betracht kommenden Spannkräfte das Vorhandensein sowohl des oxydirbaren Materials als des Sauerstoffs voraussetzen, so spricht man doch gewöhnlich kurzweg nur von Spannkräften der eingeführten Nahrungsstoffe, indem man das Vorhandensein der entsprechenden Sauerstoffmenge mit Recht stillschweigend annimmt. Die Spannkräfte der oxydirbaren (organischen) Nahrungsstoffe werden gewöhnlich als „latente Wärme" bezeichnet, d. h. man stellt sich sämmtliche lebendige Kraft, welche bei ihrer Oxydation aus den Spannkräften hervorgehen kann, in Form von Wärme vor, obwohl nachweislich auch andere Leistungsformen aus ihnen entstehen (s. unten); diese Vereinfachung bietet namentlich für die Messung grosse Vortheile.

Die Bestimmung der latenten Wärme der Nahrungsstoffe geschieht einfach dadurch, dass man sie verbrennt, und die dabei erzeugte Wärmemenge („Verbrennungswärme") misst. Diese Messung geschieht dadurch, dass man die Verbrennung in einem rings von Flüssigkeit (Wasser) umgebenen Raume (in einem „Calorimeter") vornimmt und die Temperatur der Flüssigkeit, deren Menge bekannt ist, vor und nach der Verbrennung bestimmt. Das Resultat, also die Menge der entstandenen Wärme, drückt man in „Wärmeeinheiten" (Caloris) aus; gewöhnlich bezeichnet man als eine Wärmeeinheit die Menge Wärme, welche 1 grm. Wasser von 0^0 auf 1^0 C. zu erwärmen vermag. In Wärmeeinheiten drückt man nun nicht nur die wirklich erhaltene Wärmemenge aus, sondern auch die latente, aus der jene entstanden ist, man misst also die Spannkraft der Nahrungsstoffe nach Wärmeeinheiten.

Obwohl im Körper die Verbrennung der Nahrungsstoffe (oder der aus ihnen entstehenden Körperbestandtheile) nicht plötzlich, wie bei der künstlichen Verbrennung, sondern allmählich, unter Bildung zahlreicher Oxydationsstufen geschieht (p. 16), so ist doch das erhaltene Resultat maassgebend; denn die Summe aller Wärmemengen, welche bei den einzelnen stufenweisen Oxyda-

tionen eines Stoffes bis zur vollständigen Verbrennung (zu Kohlensäure, Wasser, Schwefelsäure, u. s. w.) entstehen, ist dieselbe, als die bei directer vollständiger Verbrennung gebildete. Dagegen ist eine andere Erleichterung bei der Bestimmung der Verbrennungswärme, welche sich einige Forscher erlaubt haben, nicht zulässig und führt zu falschen Resultaten. Diese haben nämlich die Verbrennungswärme eines zusammengesetzten Stoffes aus den bekannten Verbrennungswärmen seiner Elemente zu berechnen versucht, indem sie den in der Verbindung selbst enthaltenen Sauerstoff als bereits mit einem Theile des Wasserstoffs oder des Kohlenstoffs verbunden annahmen; jedoch leuchtet ein, dass erstens für diese Annahmen die Basis fehlt, und dass zweitens die anderen Elemente der Verbindung unter sich mit einer gewissen Kraft verbunden sind, so dass zu ihrer Trennung bei der Verbrennung ein Theil der entstehenden lebendigen Kraft aufgezehrt werden muss; dem entsprechend sind auch die erhaltenen Resultate von den directen Bestimmungen abweichend.

Die Schwierigkeiten der obigen Bestimmungsmethode sind jedoch so gross, dass kaum für einen einzigen Nahrungsstoff die Verbrennungswärme feststeht.

II. ENTSTEHUNG LEBENDIGER KRÄFTE im Körper (Leistungen des Körpers).

Die Leistungsformen, in welchen die lebendigen Kräfte, die im Körper aus den eingeführten Spannkräften hervorgehen, zur Erscheinung kommen, sind soweit bekannt, Wärme, Electricität und mechanische Arbeit. Für den ruhenden, d. h. alle nicht absolut zur Erhaltung des Lebens nöthigen Leistungen vermeidenden Körper lässt sich behaupten, dass alle diese Formen zum überwiegend grössten Theile schliesslich in eine einzige übergehen, nämlich in Wärme.

Die Form einer Leistung (s. d. Einleitung) ist bekanntlich etwas äusserst Wandelbares; leicht lässt sich Wärme in Bewegung (Dampfmaschine), Bewegung in Wärme (Reibung), beide in Electricität (Reibungs- und Thermoelectricität), und Electricität in Wärme und Bewegung (galvanisches Glühen, — Electromagnetismus, u. s. w.) umwandeln. Jedoch bleibt die Quantität der lebendigen Kraft bei jeder Umwandlung sich vollkommen gleich, da die Umwandlung stets nach bestimmten Verhältnissen (Aequivalenten) vor sich geht. Am wichtigsten für die Physiologie ist unter den letzteren das „mechanische Wärmeäquivalent," d. h. die mechanische Arbeit, in welche eine bestimmte Wärmemenge umgewandelt werden kann, oder umgekehrt. Das mechanische Aequivalent einer Wärmeeinheit (p. 164) ist gleich 430 Grammmeter, (d. h. der Arbeit der Erhebung von 430 Gramm auf 1 Meter Höhe).

Die directe Wärmebildung erfolgt in allen Organen des Körpers, in welchen Oxydationsprocesse stattfinden, d. h. in sämmtlichen mit Ausnahme der Horngebilde. Electricitätserregung

erfolgt, soweit bekannt, regelmässig nur in den Muskeln und im Nervensystem (Cap. X. und XI.). Bewegungen treten auf: a. mit einer für die Beobachtung genügenden Geschwindigkeit: 1. in den quergestreiften und glatten Muskelfasern; 2. an den Flimmerzellen; 3. an den Zoospermien (und an gewissen Eiern); 4. an gewissen contractilen Gewebszellen; b. mit unmerklicher Geschwindigkeit an sämmtlichen organischen Formelementen, als Wachsthum, Theilung, etc.

Der Beweis, dass für den ruhenden Körper sämmtliche Leistungen in Wärme umgewandelt und in dieser Form an Körper der Aussenwelt übertragen werden, liegt einfach in Folgendem: 1. Alle Bewegungen im ruhenden Körper wirken als solche nicht auf die Aussenwelt, sondern werden im Körper selbst zum Verschwinden gebracht. Dies Verschwinden geschieht überall durch Reibung; so wird z. B. die ganze lebendige Kraft eines Herzimpulses der Blutmasse übertragen, und geht bei einem Umlaufe durch die innere Reibung des Blutes in den Gefässen, namentlich in den Capillaren, vollständig in ihrer bisherigen Form („Geschwindigkeit, mechanische Arbeit") zu Grunde (p. 55 ff.) ebenso die Bewegungen des Verdauungsapparates durch die Reibung an dem Inhalt und den Umgebungen. Da nun eine andere Bewegungsform (etwa Electricitätserregung) durch diese Reibung so weit bekannt nicht entsteht, so muss man annehmen, dass überall aus der verschwindenden mechanischen Arbeit eine äquivalente Menge von Wärme entsteht. — 2. Die Electricitätserregungen im Nerven- und Muskelsystem werden, wie es scheint, ebenfalls zum grössten Theil entweder direct in Wärme oder zunächst in Bewegung und so in Wärme umgesetzt (Cap. X.).

Eine freilich quantitativ verschwindend kleine Ausnahme machen hiervon: 1. die Bewegungen, welche in Form von Athembewegung, Herz- oder Pulsstoss Körpern der Aussenwelt mitgetheilt werden können; 2. Theilströme, welche bei Anlegung leitender Körper an die Körperoberfläche auf diese übergehen (Cap. X).

In dem nicht ruhenden (arbeitenden) Körper entstehen ausser den lebendigen Kräften des ruhenden noch andere, und zwar in Form von Wärme und mechanischer Arbeit, beides in den Muskeln; auch von dieser mechanischen Arbeit wird ein grosser Theil im Organismus selbst in Wärme umgewandelt, und zwar durch die Reibung des Muskels selbst in seinen Hüllen, ferner der Sehnen in ihren Scheiden, endlich der bewegten Knochen in ihren Gelenkverbindungen. Der Rest wird theils zur Bewegung

der Körpertheile gegen einander, theils zur Bewegung des Körpers im Ganzen gegen die Aussenwelt oder zur Bewegung von Körpern der Aussenwelt verwandt.

Da sich nun auch der letztgenannte Theil der Körperleistungen leicht in Wärme überführen oder in Wärmeeinheiten ausdrücken lässt, so ist es klar, dass das natürlichste Maass für sämmtliche Leistungen des Organismus das Wärmemaass ist.

Natürlich könnte man ebensogut sämmtliche Leistungen nach mechanischem Maasse (in Kilogrammmetern, Fusspfunden, etc.) ausdrücken. — Die Zahlen für die Wärmeeinheiten, durch welche die lebendigen Kräfte des Organismus gemessen werden, sind ausserordentlich gross (Millionen pro Tag). Einige benutzen daher zu diesen Angaben eine grössere Wärmeeinheit, die tausendfache der gewöhnlichen (welche 1 Kilogramm Wasser von 0^0 auf 1^0 erwärmt; ihr mechanisches Aequivalent ist demnach = 430 Kilogrammmeter).

III. KRAFTAUSGABE.

Abgesehen von den geringen Spannkraftmengen, welche der Organismus in seinen noch nicht völlig oxydirten (organischen) Auswurfsstoffen, — Harnstoff, Harnsäure, u. s. w., — nach aussen abgiebt, werden sämmtliche mit der Nahrung eingeführten Spannkräfte als lebendige Kräfte der Aussenwelt übertragen, und zwar, wie sich aus dem Gesagten ergiebt, vom ruhenden Organismus nur in Form von Wärme, vom nicht ruhenden (arbeitenden) in Form von Wärme und mechanischer Arbeit. Die Wege, auf welchen die ausgegebenen Wärmemengen Körpern der Aussenwelt übergeben werden, werden im folgenden Capitel besprochen; die Uebertragung der mechanischen Arbeit bedarf keiner weiteren Besprechung.

Die directe Messung dieser Kraft- (Wärme-) Ausgabe geschieht für den ruhenden Organismus einfach dadurch, dass man den Menschen oder das Thier gleich dem verbrennenden Körper p. 164, in einen dazu geeigneten calorimetrischen Kasten setzt. Für den arbeitenden Organismus wird in dem Kasten noch eine Vorrichtung angebracht, durch welche die Arbeit gemessen werden kann, z. B. ein Rad, das mit einer Dampfmaschine in Verbindung steht, in welchem der Beobachtete auf- oder absteigt, und dadurch eine bestimmbare (hemmende oder beschleunigende) Arbeit verrichtet (Hirn). Aus der erhaltenen Arbeitsmenge wird dann die äquivalente Zahl von Wärmeeinheiten berechnet und den direct aus der Wärmeausgabe gefundenen zugefügt.

Ueber die Grösse und Abhängigkeit der Wärme- und mechanischen Arbeitsausgabe s. d. beiden nächsten Capitel.

IV. VERGLEICHUNG
der Einnahme und Ausgabe von Kräften (Kraftbilance).

Eine solche Vergleichung dient hauptsächlich zur Bestätigung der theoretischen Anschauung und zur Controlle der beiderseitigen Bestimmungen.

Wie oben erwähnt (p. 164) liesse sich die Einnahme an Spannkräften dadurch quantitativ bestimmen, dass man die Menge und die Verbrennungswärme der organischen Nahrungsstoffe direct ermittelt. Ebendaselbst ist jedoch bereits erwähnt worden, dass es kaum für einen einzigen Nahrungsstoff eine genaue Bestimmung der latenten Wärme giebt. Man begnügt sich daher damit, nur die in einem gegebenen Zeitraum aus den Spannkräften entstandenen lebendigen Kräfte zu bestimmen und mit den Kraftausgaben zu vergleichen. Jene bestimmt man nach folgenden Principien: Jedes Freiwerden von Kraft muss mit einem entsprechenden Sauerstoffverbrauch verbunden sein, dem Sauerstoffverbrauch entspricht aber stets genau die Sauerstoffaufnahme (p. 79). Aus der Sauerstoffaufnahme könnte man demnach die freiwerdenden Kräfte berechnen, wenn der gesammte Sauerstoff nur zur Oxydation eines und desselben Körpers von bekannter Verbrennungswärme benutzt würde. Da aber verschiedene Verbindungen von ungleicher Verbrennungswärme oxydirt werden, so genügt die Kenntniss der Sauerstoffmenge nicht. Nun lassen sich aber aus den in derselben Zeit ausgeschiedenen Oxydationsproducten wenigstens die oxydirten Elemente annähernd bestimmen: aus der Kohlensäure der Kohlenstoff; aus dem (Oxydations-) Wasser der Wasserstoff; da aber das im Körper gebildete Wasser sich kaum bestimmen lässt, so zieht man die dem Kohlenstoff entsprechende Sauerstoffmenge von dem Gesammtsauerstoff ab, und nimmt an, dass aller übrige Sauerstoff zur Oxydation von Wasserstoff verwandt worden sei. Dieser Fehler verschwindet gegen den viel grösseren, dass man die Verbrennungswärme des so gefundenen Kohlenstoffs und Wasserstoffs als die bei der Verbrennung ihrer organischen Verbindungen gebildete Wärmemenge verrechnet hat (s. hierüber p. 165). Demgemäss hat sich bei diesen Versuchen (DULONG und DESPRETZ) keine Uebereinstimmung zwischen der so berechneten und der (nach p. 166 direct gemessenen) ausgegebenen Wärme gezeigt.

Wie bei der stofflichen, so hat man auch bei der Kraftausgabe die Vertheilung derselben auf die verschiedenen Ausgabewege zu bestimmen gesucht. Indess sind die Zahlen durch Berechnungen gefunden, welche an zahlreichen zum Theil schon erörterten Fehlern leiden, auf die hier nicht weiter eingegangen werden kann; die Resultate haben daher nur den Werth eines ungefähren Ueberblicks. Von der Kraftausgabe kommen (nach BARRAL'schen Stoffwechselzahlen berechnet) etwa 1—2% auf Wärmeverlust (Cap. IX.) durch Excretionen (Harn und Koth), 4—8% auf Wärmeverlust durch die Athmung, 20—30% auf Wärmeverlust durch Wasserverdunstung, der grösste Theil (60—75%) auf Wärmeverlust durch Leitung und Strahlung von der Oberfläche und auf äussere mechanische Arbeit. Von letzterem Posten kommt auf die mechanische Arbeit nach Einigen (LUDWIG) nur ein sehr geringfügiger, nach Anderen (M. TRAUBE) ein bedeutender Antheil. Ueber die Bedeutung dieser Frage s. sub. V.

V. EINFLUSS DES KRAFTWECHSELS auf den Stoffwechsel.

Im vorigen Capitel (p. 150) wurde kurz angegeben, dass eine gewisse Summe von Oxydationsvorgängen zur Erhaltung des Organismus unumgänglich nothwendig sei, und dass diese den „Minimal-Stoffwechsel“ bedinge. Eine nähere Untersuchung der Ursachen jener Nothwendigkeit ergiebt sogleich, dass jene nothwendigen Oxydationsvorgänge eben zur Herstellung der nothwendigen Leistungen erforderlich seien, nämlich zur Wärmebildung, zu gewissen mechanischen Arbeiten (Herzbeweguug, Athembewegung, Darmbewegung), u. s. w. — Der Minimal-Stoffwechsel ist also, so zu sagen, durch den „Minimal-Kraftwechsel“ bedingt.

Eine scheinbare Ausnahme hiervon machen die nothwendigen Oxydationsprocesse in den Drüsen; hier scheint auf den ersten Blick (s. Einleitung p. 5) die Bildung der Oxydationsproducte (specifischen Secretbestandtheile) wesentlicher zu sein, als das damit verbundene Kraftfreiwerden (die Wärmebildung). Indessen fehlt für diese teleologische Anschauung jede Basis; es werden eben für die Zwecke des Organismus nicht bloss die freiwerdenden Kräfte, sondern auch die Producte des chemischen Vorganges benutzt. Dasselbe übrigens, was von den Drüsen gilt, kann auf alle Parenchyme angewendet werden; überall werden ausser den Leistungen auch die Oxydationsproducte (specifische Parenchymbestandtheile) verwerthet.

Die Erhöhung eines dieser beiden Vorgänge muss selbstverständlich auch eine Erhöhung des anderen zur Folge haben.

NEUNTES CAPITEL.

Wärmebildung und Temperaturverhältnisse des Körpers.

I. WÄRMEBILDUNG.

Ueber die Entstehung der Wärme im Körper ist hier nur noch Weniges nachzuholen. Mehrfach bereits, speciell p. 166, ist erörtert worden, dass in allen Organen, in welchen Oxydationsprocesse stattfinden, entweder sämmtliche dabei freiwerdende Kräfte, oder wenigstens ein beträchtlicher Theil derselben, die Form von Wärme annehmen. Die übrigen Formen der Leistung (Electricität, mechanische Arbeit) entstehen nur in gewissen Organen und auch hier stets neben der Wärme.

Die absolute Wärmemenge, welche die Masseneinheit eines bestimmten Organs in der Zeiteinheit producirt, ist noch nicht bestimmt; jedenfalls ist sie in den einzelnen äusserst verschieden. So produciren z. B. die Drüsen viel mehr Wärme, als die Parenchyme, weil die Oxydationsproducte der ersteren (die „specifischen Secretbestandtheile" p. 86) fortwährend abgeführt und durch neugebildete ersetzt werden müssen, während die der letzteren (die „specifischen Bestandtheile" der Parenchymsäfte) lange Zeit an Ort und Stelle verweilen; — in den Drüsen ist also die Oxydation bei weitem lebhafter. Auch in einem und demselben Organe schwankt die Wärmebildung der Zeit nach bedeutend, und zwar selbstverständlich mit der Energie der Oxydationsprocesse, oder, was dasselbe ist, mit der Menge des verbrauchten Sauerstoffs. Besonders eclatant ist diese Zunahme der Wärmebildung mit der Energie

der Oxydationsprocesse in den Drüsen, deren Temperatur mit der Energie der Secretion, d. h. wahrscheinlich mit der Energie der Bildung ihrer specifischen Secretbestandtheile, bedeutend zunimmt (p. 86. 92). Auch in den Muskeln ist eine Temperaturzunahme bei der Thätigkeit beobachtet (s. d. folgde Cap.); es ist also hier zu der schon in der Ruhe vermuthlich vorhandenen Wärmebildung nicht nur die Bildung mechanischer Arbeit, sondern auch noch ein Plus an Wärmebildung hinzugekommen.

Gar keine Wärme wird gebildet in den Horngeweben des Körpers, in welchen wie es scheint keine Oxydationen mehr existiren. Ob auch im Blute Wärme gebildet wird, hängt von der Entscheidung der Frage ab, ob in ihm selbst Oxydationen stattfinden (vgl. p. 136).

Ob die Wärmebildung in den Parenchymen (abgesehen von Drüsen und Muskeln) durch besondere Nerven direct beherrscht wird, ist eine noch unentschiedene Frage, welche im 3. Abschnitt erörtert wird.

Ausser diesen directen Wärmequellen giebt es noch andere, ebenfalls bereits besprochene. Es ist nämlich (p. 166) nachgewiesen worden, dass im ruhenden Körper auch alle übrigen Formen lebendiger Kraft, namentlich die mechanische Arbeit, so gut wie vollständig in Wärme umgewandelt werden. Diese Umwandlung geschieht theils direct durch die Reibung der sich activ bewegenden Organe (Muskeln) an ihrer Umgebung, theils durch die Reibung der passiv durch jene in Bewegung gesetzten (Sehnen, Knochen, Blut in den Gefässen, u. s. w.). — Ebenso wird im arbeitenden Körper ein grosser Theil der mechanischen Arbeit durch Reibung in Wärme umgesetzt.

Muskelarbeit erhöht demnach die Wärmebildung im Körper auf doppelte Weise: 1. durch die mit der Muskelthätigkeit verbundene Erhöhung der Wärmebildung im Muskel selbst; 2. durch die Reibung des Muskels und der durch ihn bewegten Theile an ihrer Umgebung.

II. TEMPERATUREN DES KÖRPERS.

Die verschiedenen Organe des Körpers stehen untereinander theils in directer Verbindung durch Berührung, theils werden sie durch das alle durchströmende Blut in wärmeleitende Verbindung gebracht. Dadurch vertheilen sich die in den einzelnen Körpertheilen gebildeten Wärmemengen ziemlich gleichmässig auf den ganzen Körper und auch auf diejenigen Körpertheile, welche für sich gar keine Wärme erzeugen. Das Resultat dieser Ausgleichung und der sogleich zu besprechenden Wärmeverluste ist eine annä-

hernd **constante Temperatur** des ganzen Körpers, welche sich beim Menschen zwischen 36 und 39° C. hält. Ziemlich dieselbe Höhe hat sie bei den Säugethieren, eine etwas grössere bei den Vögeln; diese Organismen mit constanter Temperatur nennt man **warmblütige**. Bei den übrigen Thieren ist die Energie der Oxydationsprocesse und somit die Wärmeerzeugung so gering, dass keine constante Körpertemperatur entsteht, sondern nur eine um wenige Grade höhere, als die des umgebenden Mediums (Luft oder Wasser). Man nennt diese Thiere **kaltblütige**.

Wärmeausgabe.

Da der menschliche Körper fast immer von Medien umgeben ist, welche kühler sind, als er, so findet regelmässig eine Wärmeabgabe an die Umgebung statt. Dieselbe geschieht auf folgenden Wegen: 1. durch **Strahlung** von der freien Oberfläche des Körpers; 2. durch **Leitung**, a) an die die Körperoberfläche berührenden Gegenstände, welche kälter als der Körper sind, also besonders Luft und Kleidung; b) an die in den Körper aufgenommenen Stoffe, welche kälter als der Körper sind, also inspirirte Luft und Nahrung. Letztere Wärmeausgabe wird auch häufig so ausgedrückt, dass der Körper mit seinen Auswurfsstoffen (exspirirte Luft, Schweiss, Harn, Koth), welche alle die Temperatur des Körpers haben, Wärme ausgiebt; selbstverständlich läuft beides auf dasselbe hinaus, vorausgesetzt, dass Einnahmen und Ausgaben an Quantität und specifischer Wärme gleich sind, — was im Allgemeinen zutrifft; c) an verdunstende Excretionsstoffe, welche während der Verdunstung mit der Körperoberfläche in Berührung sind, bes. Schweiss; die an sie übergebene Wärme wird sofort wieder latent; gewöhnlich wird diese Ausgabe als eine besondere „**durch Wasserverdunstung**" aufgeführt.

Da die Wärmeausgabe hauptsächlich von der Oberfläche aus geschieht, ihre Grösse demnach von der Grösse der Körperoberfläche abhängt, so ist es klar, dass kleinere Individuen, deren Oberfläche im Verhältniss zur Körpermasse grösser ist, mehr Wärme ausgeben, als grössere.

Locale Temperaturen.

Aus leicht ersichtlichen Gründen kann die oben erwähnte Ausgleichung zwischen den Temperaturen der verschiedenen Körpertheile nicht ganz vollkommen sein; gewisse Temperaturunterschiede bestehen fortwährend. Diese Unterschiede, welche sich

ohne Weiteres aus den angegebenen Verhältnissen ableiten lassen und durch die Erfahrung vollkommen bestätigt werden, sind hauptsächlich folgende: 1. Je mehr Wärme ein Körpertheil selbst producirt, um so wärmer ist er auch (unter sonst gleichen Verhältnissen) beständig. Am wärmsten sind hiernach die Drüsen während der Absonderung und die Muskeln während der Arbeit; am kühlsten die Horngewebe. 2. Je mehr ein Organ durch seine Lage oder sonstige Verhältnisse, Wärme durch Strahlung oder Leitung abzugeben genöthigt ist, um so kühler ist es; am kühlsten sind hiernach: die äussere Haut, besonders wenn sie mit verdunstendem Schweisse bedeckt ist, ferner die Lungen, die Anfänge des Verdauungskanals, u. s. w. Die frei liegenden unter diesen Körperstellen sind wieder kühler, als geschütztere (z. B. Achselgrube, Mundhöhle, etc.). 3. Da das Blut das wichtigste Ausgleichungsmedium für die Temperaturen der verschiedenen Körpertheile ist, so darf man seine Temperatur als die mittlere Körpertemperatur betrachten; in der That sind die p. 174 angegebenen Zahlen den Beobachtungen über Blutwärme entnommen. Hieraus lässt sich nun weiter folgern: a) bei Organen, welche viel Wärme produciren, deren Temperatur also die Blutwärme übersteigt (Drüsen, arbeitende Muskeln), ist das abfliessende Venenblut wärmer als das zufliessende Arterienblut; umgekehrt ist es bei wenig Wärme bildenden oder Wärme nach aussen abgebenden (so ist z. B. das Lungenvenenblut kühler als das Lungenarterienblut, p. 76); b) ein Organ, dessen Temperatur unter der Blutwärme liegt, wird um so wärmer, je mehr Blut ihm in der Zeiteinheit zufliesst. Daher nimmt die Temperatur solcher Organe (z. B. einer Hautstelle) zu: bei Erhöhung des allgemeinen Blutdrucks, bei Verstärkung der Herzthätigkeit, besonders aber bei Erweiterung der zuführenden Arterien (z. B. nach Durchschneidung der vasomotorischen Nerven, p. 64), während die umgekehrten Einflüsse die Temperatur herabsetzen; daher ist Röthe eines Körpertheils in der Regel mit Wärme, Blässe mit Kühle verbunden.

Diese Verhältnisse (die sog. „Temperaturtopographie") müssen bei Messungen der allgemeinen Körper-Temperatur stets berücksichtigt werden. Da man nur ausnahmsweise die Blutwärme direct bestimmen kann, so wählt man solche Stellen, welche am wenigsten Wärmeverlusten ausgesetzt sind; man führt daher das Thermometer in die Mundhöhle, den Mastdarm oder die Achselhöhle ein, wo man es möglichst lange verweilen lässt. — Absolute Temperaturbestimmungen macht man stets mit dem (Quecksilber-) Thermometer. Vergleichungen der Temperatur zweier Körperstellen oder der Temperatur einer und derselben zu ver-

schiedenen Zeiten, unter verschiedenen Bedingungen, u. s. w. macht man entweder mit dem Thermometer oder auf thermoelectrischem Wege (Näheres Cap. X.).

Mittlere Temperatur.

Die angegebene mittlere Temperatur des Menschen und der Warmblüter scheint für das Zustandekommen der wichtigsten Lebensprocesse eine unerlässliche Bedingung zu sein. Man schliesst hierauf aus der Thatsache, dass selbst geringe Erhöhungen oder Erniedrigungen der Temperatur über die angegebenen Grenzen hinaus schon bedeutende Gefahren mit sich bringen. Die zahlreichen gährungsähnlichen Processe im Körper erklären diese Gefahren leicht; bei einer Temperatur von 42,6°C. soll ferner in den Gefässen Blutgerinnung eintreten (Weikart); bei 49° tritt Wärmestarre der Muskeln ein (s. d. folgde Cap.). — Dem entsprechend besitzt der Organismus mannigfache Vorrichtungen, um die Temperatur in ihren Grenzen zu halten. Die wichtigsten derselben sind folgende: 1. solche, welche auf die Wärmeausgabe regulirend einwirken: a. Das Gefühl verminderter oder erhöhter Temperatur (Frost- und Hitzegefühl, s. d. 3. Abschn.) veranlasst den Menschen, sich im ersten Falle mit schlechten Wärmeleitern (dicke Kleidung, Wolle, Seide), im zweiten mit guten (dünne Kleidung, Leinen) zu umgeben, oder gar sich künstlich (durch kalte Bäder) Wärme zu entziehen. — b. Erhöhte Temperatur vermehrt die Herzthätigkeit (p. 54) und die Athmung (p. 72); ersteres bewirkt eine stärkere Füllung der Capillaren, unter andern auch der Haut, dadurch erhöhte Temperatur derselben (p. 175) und vermehrte Wärmeausgabe durch Leitung und Strahlung (bei erhöhter Körperwärme ist daher die Haut strotzend, warm und feucht, bei erniedrigter eingefallen, kalt und trocken); die vermehrte Athmung erhöht die Wärmeausgabe durch die Lungen. Mit der erhöhten Blutfüllung der Haut ist ferner gewöhnlich eine Einleitung oder Erhöhung der Schweiss-Secretion verbunden (p. 110), und der schnell verdunstende Schweiss entzieht ausserordentlich viel Wärme (im Sommer ist dies fast die einzige Wärmeausgabe). — c. Kälte verengt, Wärme erweitert die kleinen Arterien (p. 64), besonders der Haut; dieser Einfluss muss dieselbe regulirende Wirkung haben, wie die ad b. genannten. — 2. Regulirende Vorrichtungen, welche auf die Wärmeerzeugung einwirken: a. Erniedrigte Temperatur („Kälte") erhöht das Hungergefühl; vermehrte Nahrungsaufnahme erhöht aber die Wärmeerzeugung (p. 159). — b. In

der Kälte fühlt man das Bedürfniss nach Muskelbewegungen (Umhergehen, Arbeiten), welche ja in doppelter Weise die Temperatur erhöhen (p. 173); ferner treten unwillkürliche Muskelbewegungen ein (Schaudern, Zähneklappern; beide werden auch willkürlich mit wohlthuendem Erfolge eingeleitet).

Kleinere Individuen, deren Wärmeausgabe constant grösser ist (p. 174), essen und bewegen sich daher mehr als grössere.

Es bleibt nun noch übrig, die Schwankungen der mittleren Körpertemperatur (Blutwärme) innerhalb ihrer Normalgrenzen (d. h. soweit sie nicht durch die Regulationsmittel ausgeglichen werden) und die Abhängigkeit derselben von den Körper- und Lebensverhältnissen zu erörtern. Da die wärmebildenden Processe sämmtlich in einem der Wärmebildung annähernd proportionalen Verhältnisse Kohlensäure erzeugen, so zeigen die Wärmeschwankungen eine grosse Uebereinstimmung mit denen der Kohlensäureausscheidung (p. 79). Erhöhend wirken auf die Temperatur: Muskelbewegungen, reichliche Drüsensecretionen (namentlich Gallensecretion; daher besonders die Verdauung), grössere Energie des gesammten Stoffwechsels (bei Männern, bei kräftigen Constitutionen, im mittleren Lebensalter, u. s. w.), krankhafte Erhöhungen des Stoffwechsels (Fieber). Erniedrigend wirken die entgegengesetzten Verhältnisse, ferner krankhafte Zustände, welche die Sauerstoffaufnahme hemmen (Lungenkrankheiten; — Ueberfirnissung der Haut, welche die Hautathmung hemmt, setzt die Temperatur enorm herab), Hunger (p. 155) u. s. w. Ferner findet sich eine tägliche Temperaturschwankung, welche von der Verdauung unabhängig, nur von der verschiedenen Energie der Oxydationsprocesse zu verschiedenen Tageszeiten herzurühren scheint, und den übrigen täglichen Curven (p. 54. 140) ähnlich ist.

ZEHNTES CAPITEL.

Leistung mechanischer Arbeit.

(Bewegungsvorgänge.)

Das Freiwerden von Kräften in Form von Bewegung ist im Organismus weit weniger verbreitet, als die Entstehung von Wärme, und nur an bestimmte Apparate geknüpft. Diese Apparate sind überall einfache oder metamorphosirte Zellen, oder Bestandtheile von Zellen. In folgenden Apparaten sind bis jetzt Bewegungserscheinungen nachgewiesen: 1. Muskelfasern (quergestreifte und glatte), 2. contractile Gewebszellen, 3. die Flimmerzellen, 4. die Zoospermien und gewisse Eibestandtheile, 5. die Zellen mit Molecularbewegungen. — Endlich sind noch sämmtliche Gestaltungsvorgänge, Wachsthum, Theilung, etc. als Bewegungen aufzufassen. Jedoch unterscheiden sich die vorher angeführten Bewegungen von diesen durch eine viel grössere Geschwindigkeit, welche ihre directe Beobachtung möglich macht, während die Gestaltungsvorgänge so langsam geschehen, dass sie erst nach längeren Intervallen an ihren Erfolgen zu erkennen sind. Auch führen jene nur zu vorübergehenden Orts- und Formveränderungen, nach welchen die bewegten Theile annähernd wieder zu ihrem früheren Zustande zurückkehren, die Gestaltungsvorgänge aber zu bleibenden. Hinsichtlich der letzteren, ferner der Zoospermien- und Eibewegungen, wird auf den 4. Abschnitt verwiesen.

I. DIE MUSKELN.

Die Muskeln unterscheiden sich von fast allen übrigen bewegungerzeugenden Gebilden wesentlich dadurch, dass die Bewegung in ihnen nur auf die Einwirkung einer auslösenden Kraft erfolgt. In der Regel geht diese Auslösung vom Nervensystem aus.

A. Die quergestreiften Muskeln.

Die quergestreiften oder animalischen Muskeln sind überall da im Körper angebracht, wo energische Bewegungen vorkommen; mit wenigen Ausnahmen sind alle Bewegungen dieses Characters, somit die Thätigkeit der quergestreiften Muskeln, vom Willen abhängig. Man nennt daher die quergestreiften Muskeln auch willkürliche. Unter jenen Ausnahmen bildet die wichtigste das Herz, dessen quergestreifte Fasern auch in andrer Hinsicht sich von den gewöhnlichen unterscheiden (s. p. 48).

Die quergestreiften Muskeln bilden meist länglichrunde Stränge, zuweilen aber platte Ausbreitungen, von rothbrauner Farbe, welche eine grobe Längsfaserung zeigen; sie sind an die zu bewegenden Theile (Knochen, Knorpel, etc.) entweder direct oder durch Vermittlung längsgefaserter Bindegewebsmassen (Sehnen) angeheftet. Umgeben sind sie von gröberen, äusseren und feineren, unmittelbar anliegenden Bindegewebshäuten (Fascien, Perimysium); letztere setzen sich in das Innere, zwischen die Fasern fort, und theilen den Muskel in zahlreiche längsverlaufende Fächer. Die Muskeln lassen sich ohne Mühe in der Längsrichtung in immer feinere Faserbündel zerreissen, bis zu einer gewissen Grenze, den sog. „Primitivbündeln." Diese sind indess keine Bündel mehr, sondern Röhren, mit einer flüssigen Masse, der eigentlichen Muskelsubstanz, erfüllt. Die Wand dieser Röhren (Muskelfaser, Muskelrohr) besteht aus einer sehr elastischen, vollkommen geschlossenen Membran, dem Sarcolem. Der Inhalt zeigt unter dem Microscop feine, regelmässige Querstreifung, welche von schichtweise angeordneten, stärker als die Grundsubstanz lichtbrechenden Körperchen herrühren; diese Körperchen sind zugleich doppeltbrechend (Brücke). Die meisten Muskelröhren verlaufen durch die ganze Länge des Muskels und setzen sich direct an die Sehne oder den Knochen etc. an; ein Theil indess endet zugespitzt frei im Innern des Muskels (Rollett).

Dass die Muskelsubstanz flüssig ist, schliesst man aus den unter Umständen in ihr ablaufenden Wellenbewegungen, namentlich aus dem hier wie in anderen

Flüssigkeiten sich zeigenden PORRET'schen Phänomen (KÜHNE), d. h. der Fortführung des Muskelinhalts zum negativen Pol bei Durchleitung eines electrischen Stromes. — Ferner hat ein Beobachter (KÜHNE) in einer frisch herauspräparirten Froschmuskelfaser eine eingeschlossene Nematode sichtlich ohne mechanische Widerstände sich umherbewegen gesehen. — Durch die Einwirkung verschiedener Reagentien wird der Muskelinhalt fest (Näheres s. unten) und zerfällt nach verschiedenen Richtungen: a. nach der Richtung der Querstreifen, in runde dünne Scheiben („discs," BOWMAN); b. in feine Längsfasern, welche als Andeutung der früheren Querstreifung in denselben Abständen leichte varicöse Anschwellungen zeigen („Muskelfibrillen," KÖLLIKER); c. nach beiden Richtungen zugleich in kleine stäbchenförmige Körperchen, welche man sich entstanden denken kann entweder durch Zerfall der Fibrillen in der Richtung der Querstreifung oder durch Zerfall der Discs in der Richtung der Fibrillen, („sarcous elements," BOWMAN). Alle diese Zerfallproducte sind zu Zeiten als präformirte Muskelelemente angesehen worden. — Die Untersuchung des Muskelinhalts im polarisirten Lichte lässt darauf schliessen (BRÜCKE), dass derselbe keine homogene Substanz ist, sondern dass er in einer einfach lichtbrechenden Grundsubstanz regelmässig angeordnete doppeltbrechende Elemente („Disdiaclasten") eingebettet enthält; die letzteren sind jedoch so klein, dass sie nicht einzeln gesehen werden können; die sarcous elements sind als Disdiaclastengruppen zu betrachten, deren Gestalt durch verschiedenartige Anordnung der an sich unveränderlichen Disdiaclasten variiren kann.

Ausserdem zeigt das Muskelrohr noch folgende Formbestandtheile: 1. „Kerne," längliche Körper meist in der Nähe des Sarcolems liegend und vermuthlich diesem angehörend; von einigen werden sie als Bestandtheile besonderer Zellen betrachtet; 2. „Lücken, (Vacuolen)," unregelmässige Unterbrechungen der Substanz; von Einigen als Bestandtheile eines anastomosirenden Bindegewebszellennetzes angesehen (LEYDIG, BÖTTCHER); 3. Nervenendigungen. Die Nervenröhren treten vom Rande her in das Muskelrohr ein, ihr Neurilem geht in das Sarcolem über, das Mark schwindet meist in der Nähe des Uebergangs, der Axencylinder aber geht in den Muskelinhalt hinein, verzweigt sich hier nach beiden Seiten hin, und die Zweige tragen theils seitenständige, theils endständige spindelförmige Körperchen, sog. „Nervenendknospen", deren Zusammenhang mit dem Muskelinhalt noch räthselhaft ist (KÜHNE). Nach anderen Beobachtern (ROUGET, KRAUSE) geht der Axencylinder in eine innerhalb des Sarcolems liegende, platte, körnige Ausbreitung „Endplatte" über. Andere (REICHERT, KÖLLIKER) bestreiten überhaupt den Eintritt der Nervenfaser in das Muskelrohr.

Der Muskel enthält ausser den Muskelröhren und dem vom Perimysium ausgehenden Scheidewandsystem noch reiches Bindegewebe, welches mit letzterem zusammenhängt, ferner Blut- und Lymphgefässe und verzweigte Nervenfasern.

Chemische Bestandtheile.

Von den im Gesammtmuskel gefundenen chemischen Bestandtheilen dürfen folgende als Bestandtheile der eigentlichen Muskelsubstanz (Inhalt des Muskelrohrs) angesehen werden: 1. Verschiedene Eiweisskörper, deren wässrige Lösung die Hauptmasse der flüssigen Muskelsubstanz auszumachen scheint; darunter: a. gewöhnliches Eiweiss, in geringer Menge; b. die gerinnbaren Mus-

kelsubstanzen (p. 22; Näheres weiter unten); c. Syntonin (Muskelfibrin, p. 23); — 2. Glieder der Eiweiss-Oxydationsreihe (p. 27), und zwar: Inosinsäure, Kreatin, Kreatinin, Hypoxanthin (Sarkin), Harnsäure (selten). Die Anwesenheit und Menge dieser Oxydationsproducte ist, wie unten gezeigt werden wird, von der Thätigkeit des Muskels abhängig; — 3. Kohlenhydrate: Inosit, Zucker (p. 141), Milchsäure (s. unten); — 4. Fette, in der Muskelfaser selbst nur in sehr geringer Menge, möglicherweise den intramusculären Nervenendigungen angehörig; — 5. Flüchtige Fettsäuren (Buttersäure, Ameisensäure, Essigsäure), vielleicht Producte abnormer Oxydationen; — 6. ein rother Farbstoff; — 7. Gase: Sauerstoff und Kohlensäure; — 8. Salze (die Blutsalze); — 9. Wasser. — Die Reaction des frischen, ruhenden Muskelinhalts ist neutral (DU BOIS-REYMOND).

Im Gesammtmuskel finden sich ausserdem die Bestandtheile der übrigen Formelemente (Bindegewebe, Gefässe, Blut, Nerven, etc.); also ausser den bereits genannten noch Leim, Fette, u. s. w. Das Sarcolem scheint aus elastischer Substanz zu bestehen (p. 24).

Mechanische Eigenschaften des ruhenden Muskels.

Der Muskel (der Einfachheit wegen werden hier alle Muskeln als spindelförmig in die Länge gestreckt angesehen, eine Gestalt, welche die meisten in der That haben) ist ein Gebilde von geringer, aber sehr vollkommener Elasticität, d. h. er besitzt eine grosse Dehnbarkeit (wird durch geringe Belastungen schon bedeutend verlängert), kehrt aber nach dem Aufhören der dehnenden Kraft sofort wieder zu seiner ursprünglichen Länge zurück. Mit der Verlängerung nimmt natürlich die Dicke (der „Querschnitt") entsprechend ab, so dass das Volum dasselbe bleibt. Wie bei allen organisirten Körpern sind auch beim Muskel nicht, wie bei den unorganischen, die Dehnungslängen den spannenden Gewichten proportional, sondern ein gleicher Spannungszuwachs bringt um so geringere Verlängerung hervor, je mehr der Muskel bereits gedehnt ist (ED. WEBER). Die Dehnungscurve, d. h. die Linie, welche man erhält wenn man die dehnenden Gewichte als Abscissen und die Dehnungslängen als Ordinaten aufträgt, ist daher nicht wie bei den unorganischen Körpern eine gerade Linie, sondern nähert sich einer Hyperbel (WERTHEIM). — Im lebenden Körper sind die Muskeln beständig etwas über ihre natürliche Länge gedehnt, so dass sie bei Lostrennung von ihren Befestigungs-

puncten etwas zurückschnellen. Diese Anordnung hat den Vortheil, dass bei eintretender Contraction sofort die Befestigungspuncte einander genähert werden, ohne dass erst Zeit und Kraft zur Anspannung des schlaffen Muskels verloren wird. In den losgetrennten Muskeln findet man die Muskelröhren gewöhnlich nicht geradlinigt ausgestreckt, sondern wellenförmig oder im Zickzack gekrümmt.

Stoffwechsel des ruhenden Muskels.

Wie in allen Parenchymen, so findet auch im ruhenden Muskel eine gewisse Thätigkeit statt, die in Oxydationsprocessen besteht. Wahrscheinlich unterscheidet sich dieselbe nur wenig von der anderer Parenchyme; indess wird grade sie gewöhnlich in den Lehrbüchern für sich genauer beschrieben, weil eben der Muskel unter allen Parenchymen das am sorgfältigsten untersuchte ist. Als Resultat dieser Oxydationsprocesse hat man sich, wie es scheint, die Bildung der specifischen Muskelbestandtheile, besonders der gerinnbaren Muskelsubstanz, aus den Transudatbestandtheilen des Blutes zu denken, grade wie in den Drüsen aus Transsudatbestandtheilen durch Oxydation die specifischen Secretbestandtheile entstehen (s. p. 86). Möglicherweise sind diese oder die weiteren (s. unten) Oxydationen mit einer Spaltung verbunden, welche den Zucker des Muskels liefert (p. 141). Von den Processen selbst kennt man bis jetzt nichts weiter als die Aufnahme von Sauerstoff und die Bildung von Kohlensäure; wohl aber kennt man genauer die durch die dabei freiwerdenden Kräfte entstehenden Leistungen, nämlich: Electricität, und vielleicht Wärme, erstere dem Muskel (und dem Nervensystem) vor allen übrigen Parenchymen eigenthümlich.

Die Aufnahme von Sauerstoff und die Bildung von Kohlensäure, also die Muskelrespiration, ergiebt sich schon daraus dass das hellrothe Arterienblut im Muskel wie in allen anderen Parenchymen sich in dunkelrothes Venenblut umwandelt. Direct aber ist die Muskelrespiration an ausgeschnittenen (Frosch-) Muskeln nachgewiesen. Ausgeschnittene Muskeln bewahren in Sauerstoffgas ihren normalen Zustand (d. h. ihre Erregbarkeit, s. unten) viel länger, als in andern Gasen oder Gasmischungen (v. HUMBOLDT); sie bilden dabei Kohlensäure (KRIMER, DU BOIS-REYMOND, G. v. LIEBIG), indem sie Sauerstoff verzehren. Auch in anderen Gasen geben die Muskeln eine Zeit lang Kohlensäure ab, selbst

nachdem das sauerstoffhaltige Blut aus ihren Gefässen entfernt ist, — ein Beweis, dass sie in ihrer Substanz einen Vorrath von noch unverbrauchtem Sauerstoff, oder von noch unausgeschiedener Kohlensäure enthalten. Die erstere Möglichkeit ist dahin gedeutet worden, dass die Muskeln einen fermentähnlichen Uebertrager besitzen, welcher den Sauerstoff aus dem Blute aufnehme, mit ihm eine lockre Verbindung eingehe und ihn nach Bedürfniss den oxydirbaren Muskelbestandtheilen übertrage (M. Traube, vgl. p. 78).

Kraftwechsel des ruhenden Muskels.

Unter den durch die Oxydationsprocesse im ruhenden Muskel frei werdenden Kräften sind zunächst zu erwähnen die electrischen (du Bois-Reymond).

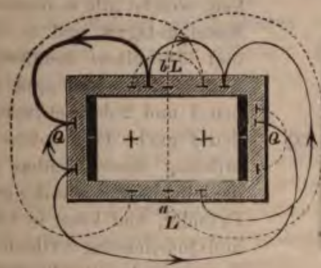
Trennt man aus einem frischen, parallelfasrigen Muskel ein beliebiges dickes oder dünnes Faserbündel (selbst ein einziges Primitivbündel) heraus und begrenzt es durch zwei Querschnitte; legt man dann die beiden Enden eines stromanzeigenden leitenden Bogens, zunächst eines solchen, in den ein empfindlicher Multiplicator eingeschaltet ist, so an das Muskelstück, dass das eine einen Punct der Längsoberfläche (des „künstlichen Längsschnitts"), das andere einen Punct eines der beiden („künstlichen") Querschnitte berührt, — so erfolgt eine Nadelablenkung, welche einen Strom anzeigt; derselbe geht in der Leitung vom Längsschnitt des Muskels zum Querschnitt, im Muskel selbst also vom Querschnitt zum Längsschnitt; es verhält sich also der Längsschnitt positiv gegen den Querschnitt. Der Strom, der sog. Muskelstrom", ist um so stärker, je dicker und länger das Muskelstück ist. — Denselben Strom erhält man, wenn man statt des künstlichen Längsschnittes den „natürlichen" anwendet, d. h. die natürliche Längsoberfläche des Muskels (man braucht dazu nur an einem sonst unversehrten Muskel einen Querschnitt anzulegen); ebenso, wenn man für den künstlichen Querschnitt den natürlichen anwendet; als „natürlichen Querschnitt" bezeichnet man nämlich die Sehne des Muskel, weil dieselbe gleich einem indifferenten Leiter an die Enden (natürlichen Querschnitte) der Muskelröhren angelegt ist; es verhält sich also die rothe Oberfläche des unversehrten Muskels positiv gegen die Sehne.

Von den vielen zur Anstellung dieser Versuche nöthigen Vorkehrungen soll hier nur erwähnt werden, dass man die thierischen Theile nicht direct mit den metallischen Enden des Multiplicators oder seiner Verlängerungen (Leitungs-

drähte) in Berührung bringen darf; denn bekanntlich bilden zwei scheinbar völlig gleiche Metallstücke (z. B. zwei Kupferdrähte) dennoch bei Berührung mit einem feuchten Leiter, — und als solche sind alle thierischen Stoffe zu betrachten, — eine galvanische Kette, deren Strom hier die Nadel ablenken müsste. Die einzige Ausnahme hiervon machen amalgamirte Zinkbleche, wenn als feuchter Leiter eine Lösung von Zinkvitriol angewandt wird; diese Anordnung giebt keinen Strom (die beiden Metallstücke verhalten sich „vollkommen gleichartig"). Man lässt deshalb die Multiplicatorenden in zwei amalgamirte Zinkstücke auslaufen; jedes derselben steht in einem Gefässe mit Zinkvitriollösung, und in jedem dieser Gefässe ein mit derselben Lösung getränkter Bausch von Fliesspapier, welcher den Rand des Gefässes überragt. Die zu untersuchenden thierischen Theile werden nun so angebracht, dass sie zwischen den beiden Bäuschen den Kreis schliessen, sie brückenartig verbindend, und mit den Puncten, auf die es ankommt, berührend. Vor dem schädlichen Einfluss der Zinklösung werden sie durch untergelegte leitende Blättchen geschützt (Blasenstückchen in Eiweiss getränkt). Die Anwendung der Zinkelectroden hat ausserdem den Vortheil, das sofortige Zurückgehen der Nadel nach dem ersten Ausschlag zu verhüten, welches bei jedem anderen Verfahren durch die sofort eintretende Polarisirung der Metallenden bewirkt wird, während amalgamirtes Zink in Zinklösung unpolarisirbar ist. — Auch auf andere Weise als durch den Multiplicator lässt sich der Muskelstrom nachweisen: 1. auf electrochemischem Wege, indem man Jodkalium in Kleister durch ihn zersetzen lässt; 2. dadurch, dass man den Muskel als Reiz auf einen Nerven, z. B. auf den eigenen des Muskels wirken lässt („physiologisches Rheoscop"). Dazu ist es, wie später erörtert werden wird, nöthig, den Strom plötzlich in den Nerven hereinbrechen zu lassen. Man erreicht dies dadurch, dass man einen leitenden Kreis, in welchen der Nerv eines präparirten Froschschenkels eingeschaltet ist, plötzlich durch Längs- und Querschnittsberührung eines Muskels schliesst; sofort erfolgt eine Zuckung des Schenkels; mit einem einzigen Muskel stellt man das Experiment so an, dass man seinen eigenen Nerven (den man mit den natürlichen Längsschnitten sämmtlicher Muskelröhren in leitender Berührung stehend sich denken muss) plötzlich auf den natürlichen Querschnitt (die Sehne) des Muskels zurückfallen lässt; auch hier erfolgt eine Zuckung. (Diese „Zuckungen ohne Metalle" waren schon vor der Entdeckung des Muskelstroms bekannt.)

Nicht bloss bei Verbindung des (natürlichen oder künstlichen) Längs- und Querschnittes erhält man Ströme, sondern auch wenn man die Enden der Multiplicatorleitung mit zwei Puncten eines und desselben Schnittes in Berührung bringt. Es verhält sich nämlich von zwei Puncten des Längsschnittes jedesmal der dem Aequator (so nennt man den die Mitte des Muskelcylinders umgürtenden Kreis) näher liegende positiv gegen den entfernteren (also dem Querschnitt näheren), und von zwei Puncten des Querschnittes jedesmal der der Axe näherliegende negativ gegen den entfernteren (also dem Längsschnitt näheren). Keine Ströme erhält man demnach, wenn man zwei vom Aequator gleich weit entfernte Puncte des Längsschnittes, oder zwei von der Axe gleich weit entfernte

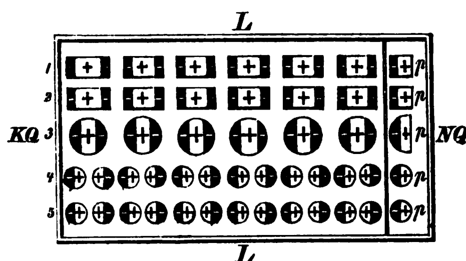
Puncte des Querschnitts mit dem Multiplicator verbindet. Alle diese Gesetze gelten nicht bloss für Puncte desselben Querschnittes, sondern auch für zwei Puncte verschiedener Querschnitte; ebenso für Puncte verschiedener Längsschnitte (wenn man nicht einfach den ganzen Cylindermantel, also eine einzige Fläche, als Längsschnitt bezeichnen will); natürlich geben dann auch die beiden Endpuncte der Axe, und ebenso zwei Puncte des Aequators keine Ströme. — Die Ströme zwischen zwei Längsschnitts-, oder zwei Querschnittspuncten sind immer bei weitem schwächer, als die zwischen einem Längsschnitts- und einem Querschnittspuncte; und sie sind um so stärker, je bedeutender der Unterschied der Entfernungen vom Aequator, resp. der Axe, ist; man nennt sie meist kurz die „schwachen Ströme", im Gegensatz zu den „starken Strömen" zwischen Längs- und Querschnitt. — In nebenstehender Figur bezeichne das grosse Rechteck ein Muskelstück, L, L Längsschnitt, Q, Q Querschnitt, a b den Aequator; es sind dann die feinen Bogen Beispiele von Verbindungen, welche schwache Ströme geben, der starke Bogen eine Verbindung mit starkem Strom, die punctirten Bogen Verbindungen ohne Strom.



Zum Verständniss dieser Gesetze ist es nützlich, sich eine physicalische Anordnung electromotorischer Kräfte zu construiren, welche dieselben Erscheinungen zeigen würde, wie der Muskel. Eine solche ist in folgender Weise gefunden worden (du Bois-Reymond): Positive Spannung am Längsschnitt und negative am Querschnitt würde offenbar schon eine sehr einfache Anordnung zeigen, z. B. ein an den Grundflächen überkupferter Zinkcylinder; dieselbe würde jedoch zwar die „starken Ströme" zeigen, wenn sie mit Längs- und Querschnitt die Bäusche berührt; dagegen keine Spur von Strom zwischen verschiedenen Puncten Eines Schnittes. Diese werden indess sofort erzeugt, sowie man den electromotorischen Cylinder allseitig mit einem indifferenten Leiter (z. B. Wasser) umgiebt, und die Multiplicatorenden mit diesem, statt mit dem Cylinder in Berührung bringt, etwa wie in der vorstehenden Figur, wo ein Cylinder der erwähnten Art von einem feuchten Leiter umgeben, und die ableitenden Bogen mit diesem in Berührung sind. Es folgt nämlich aus den Gesetzen der Stromvertheilung in „nicht prismatischen" Leitern, dass in diesem Falle an allen Puncten des feuchten Leiters electrische Spannung herrschen muss; und zwar positive in der Nähe des Längsschnittes und negative in der des Querschnittes. Diese Spannungen sind aber nicht an allen Puncten gleich stark, sondern die positive des Längsschnittes

ist am stärksten in der Mitte (am Aequator) und nimmt nach dem Querschnitt zu ab; ebenso ist die negative des Querschnittes in der Mitte (an der Axe) am stärksten und nimmt nach der Peripherie, dem Längsschnitte zu ab. Es ergeben sich hieraus für sämmtliche Anordnungen dieselben Ströme wie beim Muskel: starke Ströme, wenn man zwei Puncte entgegengesetzter Spannung (von Längs- und Querschnitt) verbindet, (die stärksten natürlich bei Verbindung eines Aequatorpunctes mit einem Endpunct der Axe, wo die stärksten entgegengesetzten Spannungen herrschen); schwache Ströme, wenn man Puncte gleichnamiger aber ungleichstarker Spannung verbindet: von zwei Puncten positiver Spannung verhält sich der von schwächerer Spannung negativ gegen den andern; — keine Ströme endlich, wenn man Puncte gleichnamiger und gleichstarker Spannung verbindet.

In dieser Form reicht das Schema jedoch nur für den ganzen Muskel oder für ein gegebenes Muskelstück zur Verwirklichung der Erscheinungen aus. Da man indess auch bei immer weiter gehender Theilung des Muskels nach Längs- und Querrichtung an jedem auch noch so kleinen Stück, ohne Grenze, dieselben Erscheinungen wahrnimmt, so muss man sich statt eines einzigen Cylinders wie der beschriebene, eine Phalanx unendlich vieler, unendlich kleiner solcher Cylinder denken, welche alle in demselben Sinne gelagert und in einem und demselben indifferenten Leiter eingebettet sind (Reihen 1 und 2 der nebenstehenden Figur). Eine solche Anordnung muss offenbar ganz dasselbe leisten, wie der grosse Cylinder, und kann in Längs- und Querrichtung zertheilt werden, ohne dass die Theilstücke andere Erscheinungen zeigen. Will man nun diese Anordnung im Muskel wirklich vorhanden annehmen, so ist es bequemer, statt der kleinen Cylinder sich kleine Kugeln zu denken, deren jede eine positive Aequatorialzone (dem Längsschnitt des Muskels entsprechend), und negative Pole (dem Querschnitt entsprechend) besitzt. Diese nennt man „peripolar-electrische Molecüle“ (Reihe 3 der Figur). — Für gewisse noch zu besprechende Erscheinungen (Cap. XI.) ist es nöthig sich statt jedes peripolaren Molecüles je zwei „dipolare“ zu denken, d. h. zwei Kugeln mit einer positiven und einer negativen Hälfte, so gelagert, dass die beiden positiven einander zugekehrt sind, (Reihen 4 und 5 der Figur); man sieht leicht, dass diese Annahme völlig dasselbe leistet.



Die Ströme zwischen natürlichem Längs- und Querschnitt zeigen sich oft unverhältnissmässig schwach, oder gar nicht, oder selbst umgekehrt; erreichen jedoch sofort ihre normale Richtung und Stärke, sowie man den natürlichen Querschnitt (die Enden des Muskelfleisches) mit gewissen zerstörend wirkenden Agentien (Salzlösungen, Alkalien, Säuren, Hitze, etc.) berührt, und so gewissermaassen einen künstlichen Querschnitt herstellt. Diese Erscheinung lässt sich erklären durch die Annahme einer Schicht von Muskelsubstanz an den Enden der Muskelröhren, welche dem Gesammtmuskel entgegengesetzt electromotorisch wirkt und dessen Wirkungen daher zum Theil, oder ganz, oder selbst „übercompensirt“

(die „parelectronomische Schicht"). Um sie schematisch sich zu vergegenwärtigen, genügt es, am Ende des Muskels von dem letzten System von zwei dipolaren Molekeln die äusserste wegzulassen, so dass die vorletzte ihre positive Seite dem Querschnitt zukehrt (p in der Figur). Die Entwicklung dieses Zustandes wird durch gewisse Einflüsse, bes. durch Kälte, begünstigt.

Die Bedeutung dieser Erscheinungen ist noch vollkommen Gegenstand der Hypothese; ebenso weiss man durchaus noch nichts darüber, oft vielleicht das angegebene Schema dipolar electrischer Molekeln, welches die Erscheinungen des Muskelstroms erklären würde, in der Muskelstructur verwirklicht sei, ob etwa ein Zusammenhang desselben mit dem optischen (Disdiaclasten-) Schema bestehe, u. s. w. Zur Vermeidung von Missverständnissen ist noch zu bemerken, das die Ströme der electromotorischen Elemente durch die leitende Muskelsubstanz selbst in sich geschlossen sind, wie im Schema die Ströme der Molekeln durch den feuchten Leiter. Jede Anlegung eines leitenden Bogens an zwei Puncte der Oberfläche kann daher von den Strömen nur einen Bruchtheil abzweigen, dessen Grösse von der Leitungsfähigkeit des Bogens abhängt, und dieser Bruchtheil allein ist es, der am Multiplicator oder sonstigen rheoscopischen Vorrichtungen sich kund giebt.

Da nun die Muskeln im Körper überall von feuchten Leitern umgeben sind, so gleichen sich die Muskelströme beständig durch den ganzen Körper ab, wo die Electricität vermuthlich zum Theil in Wärme umgewandelt wird (vgl. p. 166). Bei der Anlegung eines leitenden Bogens an zwei Stellen der Körperoberfläche kann man daher auch Ströme erhalten, die natürlich als Resultanten vieler und mannigfach gerichteter Ströme sehr unregelmässig sind. Beim Menschen sind solche Ströme wegen des Widerstandes der Haut noch nicht erhalten worden, wohl aber z. B. beim Frosch: der sog. „Froschstrom," dessen Dasein schon eher bekannt war (Matteucci), als das des Muskelstroms.

Ob alle im Muskel freiwerdenden Kräfte als Electricität zu Tage treten, oder ob auch Wärme im ruhenden Muskel gebildet wird, ist nicht bekannt, da noch keine Untersuchungen darüber existiren, ob das aus dem Muskel kommende Blut wärmer ist, als das einströmende; wäre dies nicht der Fall, so müsste man annehmen, dass der ruhende Muskel nur durch das Blut erwärmt wird (p. 175) und dass seine Oxydationsprocesse nur zur Bildung von Electricität verwandt werden.

Schwankungen des Stoff- und Kraftwechsels im Muskel.

a. Durch das Absterben.

Der ruhende Muskel kann nach zwei Richtungen hin Veränderungen eingehen; in der ersten werden seine Leistungen unter

Abnahme des Sauerstoffverbrauchs vermindert, in der zweiten unter Zunahme der Respiration vermehrt. Die erste dieser Veränderungen ist das „Absterben“ des Muskels, die zweite ist der Uebergang in den „thätigen Zustand“, d. h. in einen Zustand, wo die Leistungen zunehmen und eine neue Form, die der mechanischen Arbeit, annehmen.

Das Absterben des Muskels tritt ein, sobald sein normaler Stoffwechsel (seine Oxydationsprocesse) unterbrochen wird; also namentlich bei Unterbrechung der Muskelathmung durch Abschneidung der arteriellen Zufuhr sauerstoffhaltigen Blutes, oder durch den Tod des ganzen Körpers. Es gehen dabei nach kurzer Zeit (vermuthlich sobald der im Muskel noch enthaltene Sauerstoffvorrath, p. 183, verzehrt ist) chemische Veränderungen in der Muskelsubstanz vor sich; zunächst gerinnt der gerinnbare Muskelbestandtheil, unter Auftreten saurer Reaction. Hierbei wird der Inhalt des Muskelrohrs fest, bekommt ein trübes Aussehen, und verliert das Wellenbildungsvermögen; in Folge dessen nimmt der ganze Muskel eine teigige Beschaffenheit an. Zugleich verändert er seine Gestalt, indem er kürzer und dicker wird. Sind die absterbenden Muskeln in ihren natürlichen Verbindungen in der Leiche, so nehmen durch ihre Verkürzung die Glieder unbewegliche Stellungen ein, als wenn sämmtliche Muskeln sich activ zusammengezogen hätten. Diesen Zustand, in welchem der ganze Körper unbeweglich starr ist, nennt man die Todtenstarre, und hiernach ebenso den Zustand des absterbenden Muskels.

Zugleich mit dem Aufhören der Oxydationsprocesse müssen auch die Leistungen des Muskels aufhören; also verschwindet mit dem Eintritt der Todtenstarre der Muskelstrom. — Nachdem die Starre einige Zeit gedauert hat, hebt die eintretende Fäulniss die verkürzte Gestalt des Muskels wieder auf, die Glieder der Leiche werden wieder beweglich, „die Starre löst sich“; zugleich geht die saure Reaction in alkalische über.

Der zwischen dem Aufhören der Sauerstoffzufuhr und dem Eintritt der Todtenstarre liegende Zeitraum wechselt bei den verschiedenen Thieren und unter verschiedenen Umständen. Bei Warmblütern ist er sehr kurz, die Starre tritt fast unmittelbar nach dem Tode ein; bei Kaltblütern beträgt er, namentlich bei niederer Temperatur, lange Zeit. Ferner tritt die Starre sehr schnell ein, wenn der Muskel vor der Unterbrechung der Sauerstoffzufuhr anhaltend in Thätigkeit (Tetanus, s. unten) gewesen ist, vermuthlich ist in solchen Fällen durch den starken Sauerstoffverbrauch kein Sauerstoffvorrath vorhanden.

Der Umstand, dass bei der Todtenstarre eine Verkürzung der Muskeln eintritt, ebenso wie bei der Thätigkeit (s. unten), hat lange Zeit falsche Ansichten über das Wesen der Starre genährt; man hielt sie für eine active Contraction, für die „letzte Aeusserung der Lebensenergie.“ Erst seit der Vermuthung (Brücke) und dem Nachweis (Kühne) eines gerinnbaren Körpers im Muskel ist die hier angegebene Lehre allgemein verbreitet. — Presst man, nach Ausspritzung des Blutes aus den Gefässen (mit Kochsalzlösung), den Muskel aus, so erhält man eine neutrale Flüssigkeit, welche nach einiger Zeit von selbst gerinnt, und dabei meist saure Reaction annimmt. Die Gerinnung tritt um so schneller ein, je höher die Temperatur ist, und geschieht augenblicklich bei einem bestimmten Wärmegrade, der für die Kaltblüter durchgängig bei 40° C., für die Säugethiere (und den Menschen) bei 49—50°, für Vögel bei 53° liegt (Kühne). Diese Temperaturen führen natürlich auch in den lebenden Muskeln Gerinnung und Starre herbei; letztere nennt man die „Wärmestarre“ (Pickford). Bei höheren Temperaturen treten immer neue Gerinnungen in der ausgepressten Flüssigkeit ein, bis endlich bei 90° die letzte Gerinnung erfolgt ist. Zwischen dem spontan gerinnenden Eiweisskörper und dem bei 90° gerinnenden scheint es also im Muskel eine ganze Reihe von Eiweisskörpern zu geben, die bei verschiedenen Temperaturen gerinnen. Einer davon (75°) ist das gewöhnliche Eiweiss.

Wenn ein Muskel durch Aufhebung seiner Sauerstoffzufuhr (Unterbindung der Arterie, oder allgemeiner Tod) seine normale Beschaffenheit, d. h. seine Erregbarkeit verloren hat, so lässt sich dieselbe, so lange Gerinnung und Starre noch nicht eingetreten ist, wiederherstellen, wenn man die Sauerstoffzufuhr erneuert, z. B. durch Lösen der Arterien-Ligatur (Stenson), oder durch Einspritzen arteriellen Blutes (Brown-Séquard). Die Angabe aber, dass dieser Erfolg auch noch nach Eintritt der Starre möglich sei (Brown-Séquard), hat sich nicht bestätigt (Kühne).

b. Durch die Thätigkeit.

Die zweite, physiologisch wichtigere Zustandsänderung des Muskels ist der Uebergang in den „thätigen Zustand“, d. h. in einen Zustand, wo unter Erhöhung der Oxydationsprocesse die Leistungen zunehmen und die freiwerdenden Kräfte in einer neuen Form, als mechanische Arbeit, auftreten.

Auslösung der Muskelthätigkeit.

Die Einflüsse, welche diesen Uebergang hervorrufen, nennt man Reize, die Ueberführung selbst: Erregung, und die Fähigkeit des Muskels, durch die Reize erregt zu werden, seine Erregbarkeit oder Irritabilität. Insofern die Reize neue Quantitäten von Spannkräften in lebendige überführen, verhalten sie sich diesen gegenüber wie auslösende Kräfte (p. 6), und man

spricht daher von Auslösung der Muskelarbeiten durch die Reize. — Der normale Reiz für den Muskel geht stets von dem sich in ihm verbreitenden („motorischen“) Nerven aus, und besteht in einem unbekannten Vorgange, von dem im nächsten Capitel die Rede sein wird. Jedoch giebt es noch zahlreiche andere Muskelreize, welche theils in Folge krankhafter Verhältnisse, theils künstlich angewendet, auf den Muskel erregend wirken.

Lange Zeit war man der Ansicht, dass es keine directe Muskelirritabilität gebe, d. h. dass alle auf den Muskel direct und mit Erfolg angewandten Reize nur die im Muskel enthaltenen Nervenendigungen und erst durch deren Vermittlung indirect den Muskel erregen. Folgende Gründe haben jetzt zu Gunsten der directen Muskelerregbarkeit entschieden: 1. Auch nervenlose Muskelstücke (die Enden des Sartorius vom Frosche) können durch directe Reize in Thätigkeit versetzt werden (Kühne). 2. Es giebt Muskelreize, welche den Nerven nicht zu erregen im Stande sind (Kühne). 3. Stoffe, welche die Eigenschaft haben, die Nerven, bes. die intramusculären Nervenenden, leistungsunfähig zu machen, heben die directe Erregbarkeit des Muskels nicht auf (Vergiftung mit indianischem Pfeilgift [Curare] Kölliker). 4. Unter gewissen Verhältnissen (Ermüdung des Muskels) ruft eine örtliche Reizung des Muskels nur eine örtlich beschränkte Zusammenziehung hervor, welche nur am Orte der Reizung auftritt, ohne Rücksicht auf den Verbreitungsbezirk der an dieser Stelle getroffenen Nervenfasern (Schiff, Kühne).

Die bisher bekannten Reize für den Muskel sind: 1. der normale, vom Nerven ausgehende Reiz, der entweder vom nervösen Centralorgan (Wille, Automatie, Reflex) oder von einem gereizten Puncte der Nervenbahn aus zum Muskel geleitet ist; 2. electrische Reize; es ist zweckmässiger, das Nähere darüber bei den Nerven (Cap. XI.) anzuführen, auf welche sie nach denselben Gesetzen wirken; 3. chemische Reize; als solche sind im Allgemeinen alle Substanzen zu betrachten, welche schnell Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung des Muskelinhalts hervorbringen; ein Theil derselben coagulirt zugleich die gerinnbare Muskelsubstanz, so dass im Augenblicke der Thätigkeit sofort Starre eintritt. Unter den milder wirkenden sind bekannt (Kühne): verdünnte Mineralsäuren (Salzsäure schon in einer Lösung von 0,1%), verdünnte Lösungen von Metallsalzen, Lösungen von Chloralkalien, verdünnte Milchsäure, verdünntes Glycerin, Ammoniak selbst in spurweiser Verdünnung (Dämpfe, die den Muskel treffen); ferner (v. Wittich) schon blosses destillirtes Wasser, wenn es in die Gefässe der Muskels injicirt wird. Die meisten dieser Substanzen wirken auf den Nerven gar nicht erregend, z. B. Ammoniak, oder nur in grösserer Concentration (vgl. oben); 4. thermische Reize, d. h. Temperatu-

ren über 40°, besonders leicht stark erhitzte Körper, welche den Muskel berühren; 5. mechanische Reize, jede plötzliche gewaltsame Gestaltveränderung, welche die Muskelfaser an irgend einer Stelle trifft (Druck, Quetschung, Zerrung, Dehnung, u. s. w.) 6. Auch das Licht wird als Muskelreiz angegeben, da die (glatten) Muskelfasern der Iris auf direct auffallendes Licht sich contrahiren (BROWN-SÉQUARD). — Die Art der Einwirkung dieser Reize ist zur Zeit noch durchaus unverständlich.

Dieselbe Reizstärke hat bei einem und demselben Muskel nicht unter allen Umständen denselben Erfolg; sie löst bald mehr bald weniger Kräfte aus, d. h. die Erregbarkeit des Muskels ist nicht immer gleich gross. Sie hängt, soweit bisher ermittelt, von folgenden Momenten ab: 1. sie wächst mit dem Sauerstoffgehalte des Muskels; im ausgeschnittenen Muskel ist sie am grössten, wenn er in reinem Sauerstoffgase sich befindet (v. HUMBOLDT, KRIMER, G. v. LIEBIG); 2. sie ist um so grösser, je stärker der Muskelstrom (DU BOIS-REYMOND); 3. sie ist für jeden Organismus bei einer gewissen mittleren Temperatur am grössten und nimmt mit dem Sinken oder Steigen derselben ab; 4. durch vorangegangene angestrengte Thätigkeit wird sie auf einige Zeit herabgesetzt; diese Herabsetzung nennt man „Ermüdung“. Folgende Umstände können ihr möglicherweise zu Grunde liegen: a. die Anhäufung von Oxydationsproducten im Muskel, welche bei der Thätigkeit in grosser Menge gebildet (s. unten) und vielleicht nicht schnell genug durch Resorption beseitigt werden; man müsste dann annehmen, dass dieselben irgendwelchen nachtheiligen Einfluss auf die Thätigkeit ausüben; b. der Mangel an den specifischen Bestandtheilen, auf deren Oxydation die Thätigkeit beruht, und welche wahrscheinlich nur während der Ruhe vorgebildet werden (p. 182), c. der Mangel an Sauerstoff, der in grosser Menge, vielleicht reichlicher als die Zufuhr ist, bei der Thätigkeit verbraucht wird. — Vielleicht führen alle drei Ursachen zusammen, oder einzeln zu verschiedenen Arten von Ermüdung, obwohl meist nur die erste angeführt wird. Für die letzte spricht besonders, dass zuweilen die Ermüdung äusserst schnell vorübergeht, wenn die Thätigkeit nur einen Augenblick unterbrochen wird (z. B. beim Steifhalten des Armes). — 5. In den aus dem Körper entfernten Muskeln, sowie in den Muskeln des gestorbenen Körpers nimmt sie ab, bei Warmblütern sehr schnell, bei Kaltblütern langsam; bei letzteren erhält sich die Erregbarkeit oft Tage lang; 6. alle Einflüsse, welche

die normale Zusammensetzung des Muskelinhalts wesentlich ändern, vermindern die Erregbarkeit bis zum Erlöschen; 7. mit dem Eintritt der Todtenstarre hört die Erregbarkeit für immer auf. — Ist die Erregbarkeit durch einen der genannten Einflüsse, mit Ausnahme des letzten, sehr herabgesetzt worden, so lässt sie sich in gewissem Grade wiederherstellen, wenn ein starker constanter galvanischer Strom den Muskel eine Zeit lang in der Längsrichtung durchfliesst (HEIDENHAIN); eine wahrscheinliche Erklärung hierfür s. im 11. Capitel bei den Modificationen der Nervenerregbarkeit.

Der thätige Zustand des Muskels nun unterscheidet sich, wie schon erwähnt, von dem Ruhezustande durch einen erhöhten Oxydationsprocess und durch vermehrte und in ihrer Form veränderte Leistungen (Abnahme der Electricitätserzeugung, Auftreten, resp. Erhöhung der Wärmebildung und Auftreten mechanischer Arbeit).

1. Die Veränderungen im Stoffwechsel.

Die Erhöhung der Oxydationsprocesse wird bewiesen: a. durch den vermehrten Verbrauch von Sauerstoff, b. durch die vermehrte Bildung von Oxydationsproducten. Ersterer ist zwar nicht direct am isolirten Muskel nachgewiesen, dagegen ist gezeigt worden, dass der Organismus während der Muskelarbeit mehr Sauerstoff verzehrt, als in der Ruhe (LAVOISIER, REGNAULT und REISET, HIRN). — Für letztere spricht: 1) die vermehrte Bildung von Kohlensäure im thätigen (isolirten) Muskel (G. v. LIEBIG, VALENTIN); damit stimmt überein, dass das Venenblut des thätigen Muskels dunkler ist, als das des ruhenden (BERNARD); schon früher war bekannt, dass der Organismus während der Arbeit mehr Kohlensäure abgiebt, als während der Ruhe (VALENTIN, SCHARLING, VIERORDT). 2) die chemische Zusammensetzung des Muskelinhalts ändert sich während der Thätigkeit in einer Weise, die auf erhöhte Oxydationsprocesse schliessen lässt; nämlich: a) die Reaction der Muskelsubstanz geht aus der neutralen in saure über, welche höchst wahrscheinlich von Milchsäure herrührt (DU BOIS-REYMOND); letztere ist unzweifelhaft ein Oxydationsproduct; b) die in Alkohol löslichen Bestandtheile des Muskels nehmen während der Thätigkeit zu, die in Wasser löslichen ab (HELMHOLTZ); unter jenen sind aber wichtige Oxydationsproducte, während letztere die in Wasser löslichen Albuminate enthalten; c) von einigen Oxydationsproducten der Eiweissreihe ist eine Zunahme im thätigen Muskel direct erwiesen,

bes. Kreatin und Hypoxanthin (J. LIEBIG, SCHERER). Bis zur Harnstoffbildung geht jedoch die Oxydation im Normalzustande nicht.

Welche Muskelbestandtheile während der Thätigkeit oxydirt werden, ferner ob zu den in der Ruhe oxydirten neue hinzukommen, oder ob jene nur in höherem Maasse der Oxydation anheimfallen, ist nicht festgestellt. Die alte Annahme, dass die Oxydation ausschliesslich stickstoffhaltige Substanzen betreffe, und dass die Muskelarbeit ein Hauptanlass zum Verbrauch derselben sei (J. LIEBIG), ist in neuerer Zeit wankend geworden. Dagegen spricht: 1. dass die Harnstoffausscheidung durch die Muskelarbeit nicht vermehrt wird (BISCHOFF und VOIT, vgl. p. 171); 2. dass im arbeitenden Muskel Milchsäure gebildet wird; ferner ist jetzt Zucker als normaler Muskelbestandtheil erkannt worden (MEISSNER). Die entgegengesetzte Behauptung, dass nur stickstofflose Substanzen bei der Muskelarbeit oxydirt werden (M. TRAUBE), scheitert an der unzweifelhaften Vermehrung des Kreatins bei der Thätigkeit. — Am wahrscheinlichsten ist demnach das Auftreten von Spaltungsprocessen bei der Thätigkeit, welche einerseits stickstoffhaltige Oxydationsproducte (Kreatin, etc.) andrerseits stickstofflose Producte (Zucker [MEISSNER, J. RANKE], Inosit, Milchsäure) liefern.

2. Die Veränderungen in den Leistungen.

a. Die Electricitätserzeugung nimmt beim Eintritt in den thätigen Zustand ab (DU BOIS-REYMOND). Leitet man von zwei Puncten des Muskels einen (starken oder schwachen) Stromarm des Muskelstroms zum Multiplicator ab, und reizt den Muskel zu einer einzigen Thätigkeitsphase (einer Zuckung, s. unten), so hat dies auf die Stellung der Nadel keinen Einfluss, weil sie zu träge ist, der schnellen Schwankung des Stromes zu folgen. Lässt man aber die Reizung viele Male so schnell auf einander folgen, dass der Muskel in dauernde Thätigkeit geräth (sog. „Tetanus,“ s. u.) so weicht die Nadel aus ihrer dem ruhenden Muskelstrom entsprechenden Stellung zurück, dem Nullpuncte zu, und schlägt selbst über den Nullpunct hinaus in den negativen Quadranten über. Diese Abnahme des Muskelstromes heisst die „negative Stromesschwankung“. Auch am Menschen lässt sie sich zeigen, indem man beide Hände in die Zuleitungsgefässe des Multiplicators taucht und, sobald die Nadel zur Ruhe gekommen ist, plötzlich die Muskeln eines Arm tetanisch contrahirt. — Auch auf einem anderen Wege ist die negative Stromesschwankung nachweisbar, und diese Methode genügt auch für eine einzige Contraction. Leitet man nämlich den Muskelstrom durch den Nerven eines zweiten Muskels, indem man den Nerven einfach über den ersten Muskel hinüberbrückt, so bleibt der zweite Muskel natürlich in Ruhe (nachdem die etwa beim Hinüberlegen des Nerven erfolgte Zuckung vorüber ist, s. p. 184). Sowie man aber den ersten

Muskel in Thätigkeit versetzt, so muss die plötzliche Abnahme des Muskelstroms den Nerven erregen, wie jede plötzliche Ab- oder Zunahme eines den Nerven durchfliessenden electrischen Stromes; es tritt in Folge dessen eine Zuckung des zweiten Muskels ein, die sog. „secundäre Zuckung".

Wie weit die Abnahme des Muskelstroms gehe, ob selbst eine Umkehr eintreten kann, ist unbekannt; sehr wahrscheinlich hängt die Grösse der Abnahme mit der Energie der Thätigkeit zusammen. — Ueber das Zeitverhältniss der negativen Schwankung zur Entwicklung der mechanischen Arbeit s. unten. — Im Molecular-Schema (p. 186) muss man sich die negative Stromesschwankung als eine Abnahme des electrischen Gegensatzes in den Hälften der dipolaren Molekeln vergegenwärtigen.

b. **Während der Thätigkeit tritt Wärmebildung im Muskel auf** (oder, falls eine solche schon während der Ruhe vorhanden ist, so nimmt sie zu; vgl. p. 187); so dass der anhaltend (tetanisch) thätige Muskel wärmer wird, als der ruhende war (Helmholtz).

Froschmuskeln können durch Tetanisiren um 0,15° C. wärmer werden. — Die Darlegung und Messung der Erwärmung geschieht durch thermoelectrische Ketten, deren eine Löthstellenreihe mit dem Muskel in Berührung ist, während die andere bei constanter Temperatur erhalten wird; man vergleicht die Ausschläge der Multiplicatornadel während der Muskel in Ruhe oder in Thätigkeit ist; einfacher: man lässt die Temperatur des ruhenden Muskels und die der freien Löthstellen sich ausgleichen, so dass die Nadel auf 0 steht, und beobachtet dann den Ausschlag, der während der Thätigkeit erfolgt. — Ueber die Beziehung der Wärmebildung zur mechanischen Arbeit s. unten. — Nach einer neueren Angabe (Solger) soll der Erwärmung, welche sich beim Tetanisiren des Muskels ausbildet, eine kurze Abkühlung („negative Wärmeschwankung") vorhergehen (vgl. unten).

c. Ausser der Wärmebildung erscheint im thätigen Muskel **mechanische Arbeit, Bewegung**, und diese ist das wichtigste und ausgesprochenste Resultat der im thätigen Muskel freiwerdenden Kräfte, so dass sie vorzugsweise als Muskelarbeit bezeichnet wird. Die Form dieser Bewegung ist eine Gestaltveränderung des Muskels, nämlich **Verkürzung der Längsaxe** (oder der Primitivröhren) **und Verdickung im Querschnitt**; die Gestaltveränderung geschieht mit einer solchen Energie, dass sie selbst bedeutende Widerstände, die sich ihr entgegenstellen, überwinden kann. Die Widerstände wirken fast immer der **Verkürzung** entgegen, und bestehen in Kräften, welche die beiden Endpuncte des Muskels auseinanderhalten; der häufigste Fall, auf den zugleich alle übrigen zurückzuführen sind, ist der dass an dem aufgehängt gedachten Muskel unten eine Last hängt.

Durch die Verkürzung des Muskels wird diese Last gehoben, und die dabei geleistete mechanische Arbeit wird ausgedrückt durch das Product der Last mit der Hubhöhe; hierzu ist noch zu addiren die Arbeit, welche die Verkürzung des unbelastet gedachten Muskels repräsentirt, nämlich wie sich leicht ergiebt, das Product des Muskelgewichts mit der halben Hubhöhe; ist also P das Gewicht des Muskels, p die Last und h die Hubhöhe, so ist die Arbeit =

$$\frac{Ph}{2} + ph = \left(\frac{P}{2} + p\right) h.$$

Bei starken Lasten (und sie sind meist viel grösser als das Gewicht des Muskels) kann man P vernachlässigen und es ist die Arbeit = ph.

Mit der Verkürzung und Verdickung des Muskels ist zugleich eine Volumsverminderung, also eine Verdichtung verbunden. Bringt man nämlich Muskeln in ein geschlossenes, mit Flüssigkeit erfülltes und mit einer Steigröhre versehenes Gefäss, und veranlasst sie zur Contraction, so sinkt während derselben die Flüssigkeit in der Steigröhre (Erman).

Der verkürzte Muskel ist ferner weniger elastisch, also dehnbarer, als der ruhende (Ed. Weber).

Auf jeden einfachen den Muskel treffenden Reiz entwickelt sich die Bewegung in Form eines schnell ablaufenden Vorgangs, den man eine „Zuckung“ nennt. Die Verkürzung beginnt nicht sofort im Momente der Reizung, sondern es vergeht erst eine kurze Zeit (bis zu $^1/_{100}$ Secunde), ehe die Contraction anfängt, während welcher also der Muskel äusserlich in Ruhe bleibt, die Zeit der „latenten Reizung“ (Helmholtz). Dann beginnt die Verkürzung und steigt, der Hauptsache nach (vgl. unten) mit abnehmender Geschwindigkeit, bis zu einem gewissen Maximum. Jetzt lassen die verkürzenden Kräfte allmählich nach und der Muskel wird durch die an ihm hängende Last zuerst schnell, dann langsamer wieder auf seine frühere Länge gedehnt. Ist der Muskel gar nicht belastet, auch nicht durch sein eigenes Gewicht (z. B. wenn er auf Quecksilber liegt), so behält er ungefähr die Form, die er im Moment der höchsten Verkürzung hatte (Kühne); ist er zu gering belastet, so erreicht er die ursprüngliche Länge nicht vollständig wieder (L. Hermann). — Denkt man sich hiernach den oberen Endpunct eines vertical aufgehängten Muskels befestigt und vor dem unteren eine Fläche in horizontaler Richtung mit gleichmässiger Geschwindigkeit schnell vorübergeführt, so beschreibt der

der Wärmebildung (p. 194), der negativen Stromesschwankung am Multiplicator, dessen träge Nadel einem einzigen flüchtigen Impulse nicht folgt (p. 193), ist es am zweckmässigsten, den Muskel zu tetanisiren.

Wird nur eine beschränkte Stelle eines Muskels oder einer Muskelfaser durch einen Reiz in den thätigen Zustand versetzt, so pflanzt sich derselbe sofort auf die ganze Länge der getroffenen Fasern fort (KÜHNE). Die Geschwindigkeit dieser Fortpflanzung beträgt für Froschmuskeln etwa 800—1200^{mm} in der Secunde (AEBY, V. BEZOLD) und sinkt mit abnehmender Temperatur. Unter dem Microscop sieht man die Zusammenziehung in Form einer Welle über den flüssigen Inhalt der Muskelfaser ablaufen (KÜHNE). Dabei nähern sich die Querstreifen einander (ED. WEBER), welche zugleich schmaler werden, indem die doppeltbrechenden Gruppen sich in der Richtung der Längsaxe verkürzen (BRÜCKE). Die Krümmungen der ruhenden Fasern (p. 182) verschwinden während der Thätigkeit (ED. WEBER). — Hat die Erregbarkeit der Muskelfaser abgenommen, z. B. durch Ermüdung (p. 191), so bleibt die Contraction auf die direct gereizte Stelle beschränkt, und es bildet sich hier, namentlich bei kräftiger mechanischer Reizung, durch die örtliche Verkürzung und Verdickung eine wulstige Hervorragung (KÜHNE), welche, schon früher bekannt, aus theoretischen nicht mehr gültigen Gründen den Namen „idiomusculäre Contraction“ erhalten hat (SCHIFF).

Bei kräftiger localer (mechanischer) Reizung entsteht diese Wulstbildung auch in noch völlig erregbaren Muskeln, zugleich mit der allgemeinen, aber schwächeren Contraction der ganzen Faserlänge.

Was die quantitativen Verhältnisse der Muskelthätigkeit in Beziehung zum Stoffwechsel des Muskels und zu den auslösenden Kräften (Reizen) betrifft, so ist in dieser Hinsicht nur die mechanische Arbeit genauer studirt; die Resultate der hierher gehörigen Bemühungen haben nicht nur theoretisches sondern auch practisches Interesse.

Für einen und denselben Muskel und gleiche Erregbarkeit kommen hier besonders folgende drei Grössen in Betracht: die Reizstärke, die Belastung und die Grösse der Verkürzung (Hubhöhe). Durch zwei derselben ist jedesmal auch die dritte bestimmt. Die Abhängigkeit jeder derselben von den anderen ergiebt sich der Richtung nach von selbst; ist z. B. die Hubhöhe fraglich, so wird sie offenbar zunehmen (alles Uebrige constant angenommen) mit zunehmender Reizstärke, dagegen abnehmen mit zunehmender Be-

lastung. Ueber die Abhängigkeit im Speciellen ist Folgendes bekannt:

1. Belastung und Hubhöhe (bei gleichem Reize). Das Product beider ist die Arbeit des Muskels (p. 195). Auf den ersten Blick könnte es nun scheinen, es müsste derselbe Reiz, also dieselbe auslösende Kraft, in demselben Muskel stets gleiche Arbeiten auslösen, es müsste also das Product aus Belastung und Hubhöhe immer gleich sein, oder beide sich umgekehrt proportional verhalten. Die Versuche (ED. WEBER) ergeben aber, dass dem nicht so ist. Die Erklärung dafür liegt darin, dass in dem belasteten Muskel noch besondere, von der Grösse der Belastung abhängige Spannkräfte vorhanden sind, nämlich die elastischen, durch die Dehnung bedingten. Die Resultate der Versuche haben nun zu folgender Anschauung geführt (ED. WEBER), welche hier den Thatsachen selbst vorangeschickt werden soll: Man nimmt an, dass dem thätigen Muskel für jeden Thätigkeitsgrad (der ceteris paribus von der Reizstärke abhängt) eine bestimmte natürliche Form Ab zukommt, die sich von der des ruhenden AB durch geringere Länge, grössere Dicke und geringere Elasticität (p. 195) unterscheidet. Geht der Muskel aus der alten in die neue über, so verhält er sich gerade so, als ob er über die natürliche Länge der letzteren hinaus gedehnt gewesen wäre, und schnellt mit elastischen Kräften in die neue Form über. Die Bewegung muss wie jede elastische mit abnehmender Geschwindigkeit geschehen, was mit der Zuckungscurve (p. 196) im Allgemeinen übereinstimmt. Dasselbe geschieht nun, wenn er in der Ruhe durch eine Belastung gedehnt war; nur schnellt er jetzt zu der Länge über, welche man erhält, wenn man die thätige Form durch die Belastung gedehnt sich denkt. Der Unterschied beider Längen ist jedesmal die Hubhöhe. Eine einfache Ueberlegung, besonders ein Blick auf die Figur der folgenden Seite, zeigt nun, dass wenn die Dehnbarkeit des thätigen Muskels bedeutend grösser ist, als die des ruhenden, die Hubhöhe mit steigender Belastung abnehmen, bei einer gewissen Belastung = 0, und endlich negativ werden muss, d. h. dass eine gewisse Belastung nicht mehr gehoben wird, und bei noch grösserer Belastung Verlängerung des Muskels statt der Verkürzung eintreten muss. Ist nämlich AB die natürliche Länge des ruhenden Muskels, — denkt man sich ferner gewisse Belastungen als Abscissen auf die Axe BD und die ihnen entsprechenden Dehnungen nach unten als Ordinaten aufge-

tragen, so ist BC die Dehnungscurve*) des ruhenden Muskels und A_1B_1, A_2B_2, A_3B_3, etc. die Muskellängen, welche den Belastungen Bd_1, Bd_2, Bd_3, etc. entsprechen. Ist ferner A b die natürliche Länge des thätigen Muskels (für einen gewissen Reiz), und seine Elasticität um ein Gewisses geringer, als die des ruhenden, so wird seine Dehnungscurve b c steiler abfallen als BC, und diese in einem Puncte (B_3) schneiden. Da nun A_1b_1, A_2b_2, A_3b_3, A_4b_4, etc. die Längen des belasteten thätigen Muskels sind, so sind die Strecken B_1b_1, B_2b_2, u. s. w. zwischen BC und bc, die Hubhöhen. Man sieht sofort, dass sie immer kleiner, bei $B_3 = 0$, und darüber hinaus (B_4b_4) negativ werden; hier tritt eine Verlängerung statt der Verkürzung ein (A_4B_4 wird A_4b_4). — Alle diese Schlüsse stimmen mit den Versuchen (Ed. Weber) und ebenso die übrigen, die sich aus der Theorie ziehen lassen (L. Hermann). — Die Arbeiten, welche der Muskel bei den verschiedenen Belastungen leistet, sind die Producte aus den Abscissen (Bd_1, Bd_2, etc.) und den Hubhöhen. Man findet leicht, dass diese Producte sowohl bei B als bei $B_3 = 0$, und in der Mitte (bei der Hälfte der nicht mehr hebbaren Belastung Bd_3) am grössten sind; jenseits B_3 werden sie negativ. Sie lassen sich durch die Curve RUS darstellen.**)

Hubhöhe und Belastung stehen demnach in einem Verhältniss, welches von der Veränderung der Form und Elasticitat des Muskels bei der Thätigkeit herrührt. Die Elasticitätsveränderung hängt jedenfalls nach bestimmten, noch unermittelten Gesetzen mit der Formveränderung zusammen. Für die weiter zu untersuchen-

*) Diese Curve, welche in Wirklichkeit eine krumme Linie ist (etwa eine Hyperbel, s. p. 181), ist hier der Einfachheit halber als grade Linie dargestellt.

**) In der Wirklichkeit, wo die Dehnungscurven anders gestaltet sind, liegt das Maximum der Arbeit nicht in der Mitte, sondern weiter nach Vorn. — Auch ist die Arbeit des unbelasteten Muskels in der Wirklichkeit nicht = 0, weil er ja sein eigenes Gewicht hebt (p. 195).

den Verhältnisse ist es daher besser, statt der correlativen Grössen Belastung und Hubhöhe, die „Formveränderung“ einzuführen.

2. Reizstärke und Formveränderung. Ueber die Abhängigkeit dieser beiden sind noch keine Gesetze ermittelt; man weiss nur, dass die Grösse der Formveränderung mit wachsender Reizstärke zuerst sehr schnell, dann immer langsamer wächst und endlich einen Maximalwerth erreicht, den sie nicht überschreitet (L. HERMANN).

Für verschieden grosse Muskeln derselben Beschaffenheit (desselben Thieres) gestalten sich die Verhältnisse sehr einfach. Erregbarkeit und Reizstärke gleich gesetzt, kann ein Muskel eine um so grössere Last zu derselben Höhe heben, je grösser sein Querschnitt, und dieselbe Last um so höher, je länger er ist. Der Beweis ergiebt sich sehr leicht. Denkt man sich n gleiche Muskeln, deren jeder eine einfache Last zu einer einfachen Höhe hebt, parallel dicht neben einander gehängt, so entsteht ein Muskel von n fachem Querschnitt, der die n fache Last zur einfachen Höhe hebt. Hängt man sie dagegen der Länge nach einen an den andern, so steht ein Muskel von n facher Länge, der die einfache Last zur n fachen Höhe hebt.

Für das Maximum der lebendigen Kräfte, welche im Muskel bei der höchsten Erregbarkeit und den stärksten Reizen frei werden können, wäre das Arbeitsmaximum bei der stärksten Reizung das natürlichste Maass. Da indess das Arbeitsmaximum eine von der Belastung abhängige Grösse ist (p. 200), so zieht man es vor, statt dessen eine andere Grösse zu bestimmen, welche den Namen der „absoluten Muskelkraft“ führt. Man wählt dazu die Last, welchen den zum Maximum gestiegenen verkürzenden Kräften des Muskels gerade das Gleichgewicht hält (vgl. p. 106), d. h. die Belastung, welche der Muskel bei den stärksten Reizen eben nicht mehr zu heben vermag (welche also der Abscisse Bd_3 in ob. Fig. entspricht), (ED. WEBER). Diese „absolute Kraft“ ist natürlich, da sie durch ein Gewicht ausgedrückt wird, nur vom Querschnitt des Muskels abhängig und wird gewöhnlich für die Flächeneinheit des Querschnitts angegeben. Für den □Cmtr. des menschl. Gastrocnemius beträgt sie 0,7—1 Kgrm. (ED. WEBER).

Ueber das Zeitverhältniss der verschiedenen Vorgänge bei der Thätigkeit ist bis jetzt nur festgestellt, dass die negative Stromesschwankung in das Stadium der latenten Reizung, also vor Beginn der mechanischen Arbeit fällt (HELMHOLTZ) und nur sehr

kurze Zeit ($^1/_{1000}$ Secunde) in Anspruch nimmt (v. BEZOLD). — In welchem Stadium der Muskelthätigkeit die Wärmebildung ihr Maximum erreicht, weiss man nicht. In einigen neueren Arbeiten (BÉCLARD, SOLGER) ist ein alternirendes Verhältniss zwischen der Wärmebildung und der mechanischen Arbeit angenommen worden, in dem Sinne, dass jene eintritt, resp. zunimmt, wenn der thätige Muskel keine mechanische Arbeit leistet. Dies ist z. B. der Fall (p. 197), wenn der Muskel sich verkürzt hat und nun tetanisch verkürzt bleibt, also trotz fortdauernder Thätigkeit — nachweisbar durch secundären Tetanus (p. 197), Ermüdung, u. s. w. — keine neue mechanische Arbeit leistet. Die nach der Verkürzung frei werdenden Kräfte sollen hiernach zur Erwärmung führen und demgemäss der Muskel im Beginn des Tetanus kühler sein als später.

Wie jedoch die p. 194 erwähnte Abkühlung („negative Wärmeschwankung") im Beginn des Tetanus zu erklären sei, ist nicht ersichtlich. — In Bezug auf das oben Gesagte soll hier noch der Fall erwähnt werden, wo ein zwischen zwei Puncten ausgespannter Muskel wegen absoluter Befestigung derselben keine mechanische Arbeit leisten kann. Offenbar wird hier beim Tetanisiren anstatt der einleitenden Verkürzung elastische Spannkraft entstehen, welche während der ganzen Reizungsdauer bestehen bleibt, die nachfolgend freiwerdenden Kräfte aber in Wärme übergehen.

Eine haltbare Theorie der molecularen Vorgänge bei der Muskelthätigkeit, namentlich in Betreff der Gestalt- und Elasticitätsveränderung, existirt bis jetzt noch nicht. Die bisher, zum grössten Theil vor der Kenntniss der Electricitätsverhältnisse aufgestellten leiden sämmtlich an beträchtlichen Fehlern.

Ueber die Anwendung der willkürlichen Muskeln im Organismus s. den Anhang zu diesem Capitel.

Ueber das Empfindungsvermögen der Muskeln s. d. 3. Abschn.

B. Die glatten Muskeln.

Die „glatten" oder „organischen" Muskeln vermitteln die weniger energischen, langsamen Bewegungen der dem Willen entzogenen Organe, bes. der Eingeweide. Sie bilden meist häutige Ausbreitungen von verschiedener Dicke (tunicae musculosae). Diese sind immer nach bestimmten, oft schichtenweise abwechselnden Richtungen fein gefasert. Sie bestehen aus spindelförmigen, langgestreckten Elementen, welche mit ihrer Längsaxe in der Richtung der Faserung liegen. Jedoch durchläuft nicht, wie bei den quergestreiften Muskeln, jedes einzelne die ganze Länge der Faserung, sondern sie sind vielfach mit ihren schmalen Enden an ein-

ander gereiht. Diese Elemente werden als langgestreckte Zellen angesehen; eine Membran (Sarcolem) ist nicht sicher nachgewiesen; dagegen enthalten sie einen stabförmigen Kern. Von Querstreifen zeigen sie keine Spur, zuweilen aber eine Andeutung von Längsstreifung. Man nennt sie „glatte Muskelfasern" oder „contractile Faserzellen."

Die Untersuchung im polarisirten Lichte zeigt, dass auch sie doppeltbrechende Körper (Disdiaclasten) enthalten, aber nicht in der regelmässigen Anordnung der quergestreiften Muskeln, sondern in der ganzen Masse zerstreut; es erscheint deshalb die ganze Faser doppeltbrechend (Brücke).

Die chemischen Bestandtheile der glatten Muskelfasern sind dieselben, wie die der quergestreiften. Auf spontan gerinnbare Substanzen darf man aus der auch hier auftretenden Todtenstarre schliessen. Die Reaction, welche bald neutral, bald sauer, bald alkalisch gefunden wird, verhält sich vermuthlich wie bei jenen.

Die Eigenschaften beider Muskelarten stimmen ebenfalls, soweit sie untersucht sind, fast gänzlich überein, namentlich das electromotorische Verhalten; noch nicht untersucht ist die Respiration, die Veränderung der Zusammensetzung bei der Thätigkeit, die Elasticitätsverhältnisse, die Wärmebildung, u. s. w. Die mechanische Thätigkeit der glatten Muskeln geschieht ebenfalls in Form einer Verkürzung; dieselbe läuft nach denselben Gesetzen ab, wie bei den quergestreiften (p. 195), nur in viel längerem Zeitraum, so dass die einzelnen Stadien (latente Reizung, allmähliches Ansteigen der Verkürzung und Wiedernachlassen) ohne Weiteres sichtbar sind. Es vergeht nämlich nach der Reizung geraume Zeit ehe die Verkürzung beginnt, dann tritt eine ganz langsame Zusammenziehung ein, die eine Zeit lang in maximo verharrt und dann allmählich nachlässt.

Die Untersuchung der glatten Muskeln ist deshalb sehr schwierig, weil man hinreichendes Material nur von Warmblütern bekommen kann, und dies sehr schnell seine Erregbarkeit verliert.

II. CONTRACTILE GEWEBSZELLEN.

Ausser den mit contractiler Substanz erfüllten glatten Muskelzellen (s. oben) scheint es noch viele andere contractile Zellen zu geben, worauf namentlich zahlreiche Erfahrungen an niederen Thieren deuten. Die Amoeben (Infusorienart) bestehen wie es scheint ganz und gar aus einer contractilen Substanz, die bei 40° (vgl. p. 189) coagulirt. Man bezeichnet alle contractilen Substanzen niederer Organismen als „Sarcode."

Bei höheren Thieren sind contractile Elemente ausser den Muskeln schon längere Zeit bekannt in den sternförmigen Pigmentzellen des Frosches; ferner neuerdings aufgefunden in den Corneazellen des Frosches (KÜHNE). Ihr Inhalt verhält sich ganz wie Sarcode; zur Contraction, wobei sich der Inhalt vom Kerne zurückzieht, können sie nicht nur durch directe Reizung (der ganzen Cornea) gebracht werden, sondern auch indirect durch ausschliessliche Reizung des unteren Cornearandes, wo die Nerven eintreten; man muss also annehmen, dass sich der Reiz durch die Nerven, welche man in der That verzweigt an den Zellen enden sieht, auf diese fortpflanzt. — Die Bedeutung dieser Einrichtung ist noch räthselhaft; vermuthlich ist hier erst der Anfang zu einer Reihe ähnlicher Entdeckungen gemacht, welche vielleicht den noch sehr dunklen Einfluss des Nervensystems auf die Ernährung aufhellen werden. — In neuerer Zeit ist sogar die Contractilität als eine gemeinsame Eigenschaft des wesentlichen Inhalts (des sog. Protoplasma) sämmtlicher thierischen Zellen angesprochen worden (HAECKEL).

III. DIE FLIMMERZELLEN.

Auf gewissen Körperflächen, welche mit einfachem oder geschichtetem Cylinderepithel bedeckt sind (namentlich: Respirationscanal vom Naseneingang bis zu den Alveolen der Lunge, p. 74; weibliche Geschlechtsorgane von den Tubenöffnungen bis zum äusseren Muttermund; Hirnventrikel mit ihren Communicationen), ist die oberflächliche, resp. die einzige Zellenlage auf ihrer freien Fläche mit feinen, structurlosen Härchen („Flimmercilien“) besetzt, welche in unaufhörlicher Bewegung begriffen sind. Eine Auslösung durch das Nervensystem findet nicht statt. Die Bewegungen bestehen meist in einem abwechselnden Umbiegen und Wiederaufrichten der Haare; es sollen aber auch pendelartige, kegelförmige und andere Bewegungen vorkommen. An ausgeschnittenen Zellen erhalten sich die Bewegungen am längsten in Flüssigkeiten von ähnlicher Concentration und Consistenz wie die thierischen, namentlich in Blutserum, Eiweisslösungen, Speichel, erlöschen dagegen rasch in sehr verdünnten (Wasser) oder sehr concentrirten, ferner beim Eintrocknen. Gewisse Substanzen heben die Flimmerbewegung auf, namentlich Aether. Die ohne Zerstörung der Zellen erloschene Flimmerbewegung kann durch verdünnte Alkalien wieder hergestellt werden (VIRCHOW). Erhöhte

Temperatur erhöht die Frequenz (Calliburcés), welche für gewöhnlich 1—5 Schwingungen in der Secunde betragen soll. — Die Ursachen der Flimmerbewegung sind noch vollkommen unbekannt. Der bedeutende Einfluss der Concentration des Mediums hat zu der Hypothese geführt, dass Diffusionsströme als Ursache zu betrachten seien, welche aber weit entfernt ist die Erscheinung zu erklären.

Befinden sich bewegliche Theilchen auf einer flimmernden Fläche, so werden sie in einer bestimmten Richtung allmählich fortgeschoben. Diese Richtung geht beim Respirations- und Genital-Apparat nach den Ausgängen zu. Zu ihrer Erklärung muss man annehmen, dass die Schwingung in einer Richtung geschwinder erfolgt als in der anderen, so dass ein Schleudern nach jener stattfindet; sonst müssten die Theilchen nach jeder Hin- und Herschwingung wieder ihre alte Stellung einnehmen. Ueber den Nutzen der Flimmerbewegung s. p. 74 und die Eiwanderung im 4. Abschn. — Zahlreiche Infusorien sind mit einem Flimmerüberzug versehen, durch den sie sich selbst im Wasser fortrudern, oder mit flimmernden Kränzen am Munde, welche ihnen die Nahrung zutreiben.

IV. ZELLEN MIT MOLECULARBEWEGUNG.

Molecularbewegung ist bis jetzt an dem körnigen Inhalt folgender Zellen genauer beobachtet (Brücke): farblose Blutkörperchen, Eiterkörperchen, Schleim- und Speichelkörperchen, Knorpelzellen, Pigmentzellen der Frösche. Jedenfalls ist sie sehr allgemein verbreitet. Dass hier ein von den Molecularbewegungen unorganischer Niederschläge verschiedenes Phänomen vorliegt, geht daraus hervor, dass die Bewegung durch viele Einflüsse aufgehoben wird, welche das Leben der Zelle gefährden, und stets mit dem Tode derselben schwindet, dass ferner grade diese Zellen nicht von Membranen umschlossene und mit Flüssigkeit gefüllte Bläschen sind, sondern aus einer weichen Masse bestehen, in welcher man nach gewissen Erscheinungen das Dasein complicirter Höhlungen oder Canäle vermuthen muss. Die ruhenden Körperchen sind meist um die Kerne angehäuft, und bilden häufig strahlige Fortsätze nach dem Rande zu. Inductionsströme führen zum Aufhören der Bewegung und dann zu einer plötzlichen Verkleinerung der Zelle mit Austreibung der Körner. Möglicherweise ist daher die Molecularbewegung ein

complicirtes, mit den übrigen Lebenserscheinungen der Zelle innig zusammenhängendes Phänomen. — Beiläufig mag hier die Beobachtung erwähnt werden, dass die aus contractiler Substanz bestehenden membranlosen farblosen Blutzellen der Wirbellosen von aussen her körnige Stoffe aufnehmen, indem wie bei den Amoeben Fortsätze ausgeschickt, und mit den Körnern besetzt wieder zurückgezogen werden (HAECKEL).

Anhang.

Verwendung der Muskeln.

Die Verkürzungsfähigkeit der Muskeln wird auf die mannigfaltigste Art benutzt, um Körpertheile, welche gegen einander beweglich sind, aus ihrer Gleichgewichtslage zu bringen, und dadurch Formveränderungen am Körper hervorzubringen. Die Gleichgewichtslage der Körpertheile wird durch mannigfache mechanische Einflüsse bestimmt, hauptsächlich durch Schwere und Spannung (Elasticität). Die Formveränderungen geschehen theils zu bewussten Zwecken (willkürliche Bewegungen), theils sind sie durch gewisse Mechanismen, deren Sitz in den Centralorganen des Nervensystems zu suchen ist, bedingt (unwillkürliche Bewegungen).

Die Formveränderung, welche durch die Verkürzung eines Muskels (zunächst möge man sich statt des Gesammtmuskels eine einzelne Muskelfaser denken) bewirkt wird, lässt sich in jedem Falle berechnen, wenn die Gleichgewichtslage und die Beweglichkeit der zu bewegenden Objecte sowie die Situation des Muskels bekannt ist. Es kommen hauptsächlich zwei Fälle der Muskelwirkung in Betracht: 1. Die beiden Endpuncte des Muskels sind gegeneinander nicht verschiebbar, sondern unbeweglich mit einander verbunden. In diesem Falle kann eine Verkürzung des Muskels nur dann stattfinden, wenn der Muskel nicht gradlinigt ausgespannt, sondern gekrümmt angeordnet ist. Dies ist der Fall bei den musculösen Hohlorganen, bei welchen auf einer cylindrischen, kugeligen oder sonst gekrümmten Fläche Muskelfasern verlaufen, deren Enden entweder direct oder durch Aneinanderreihung vieler Fasern, in sich oder auf einem als unveränderlich anzusehenden Körper zusammenlaufen (Darm, Herz, Uterus, Blase, u. s. w.). Hier wird bei der Zusammenziehung der Fasern das Bestreben der geraden Linie sich zu nähern sich geltend machen und daher

mit der Fläche ein Druck auf etwa im Hohlraum befindliche Flüssigkeiten ausgeübt werden. — 2. Die Endpuncte sind gegen einander verschiebbar, entweder beide oder nur der eine beweglich (der gewöhnlichste Fall). In diesem Falle muss die Verkürzung des Muskels, vorausgesetzt, dass dieser bereits vorher zwischen seinen Endpuncten ausgespannt war (p. 181), die beiden Endpuncte, und somit die Theile an welche die Muskelenden angeheftet sind, einander nähern. Ist einer derselben festgestellt, so verändert nur der andere seinen Ort; sind beide beweglich, so verhalten sich die Verschiebungen umgekehrt wie die der Verschiebung entgegenwirkenden Widerstände. Die Richtung der Verschiebung liegt durchaus nicht immer in der beide Puncte verbindenden Geraden. Abweichungen von dieser Richtung werden bewirkt: a. dadurch, dass der Verlauf des (ausgepannten) Muskels oder seiner Verlängerungen (Sehnen) nicht geradlinigt, sondern gekrümmt oder geknickt ist, z. B. dadurch, dass Muskel oder Sehne über einen rollenartigen Vorsprung läuft; — b. dadurch, dass die Anheftungspuncte sich nicht geradlinigt gegen einander bewegen können, weil ihre Beweglichkeit durch irgend welchen Mechanismus beschränkt ist. In diesem Falle wird nicht die ganze lebendige Kraft der Muskelthätigkeit (gegeben durch Länge, Querschnitt und Thätigkeitsgrad des Muskels) zur Formveränderung verwandt, sondern ein Theil derselben wird durch den Widerstand des Mechanismus aufgehoben, d. h. in Wärme umgewandelt. Man findet den zur Formveränderung verwendbaren Theil leicht nach dem Parallelogramm der Kräfte, indem man das Verkürzungsmoment des Muskels auf die Zugrichtung als Linie aufträgt und in zwei Componenten zerlegt, die eine in der Richtung des absoluten Widerstandes, die andre in der Richtung der Beweglichkeit; letztere stellt die formverändernde Wirkung dar.



Sind z. B. ac und bc zwei durch ein Charniergelenk c verbundene Knochen, die durch den Muskel de gegeneinander bewegt werden können (ac fest gedacht), so kann der Punct d nur in der auf bc senkrechten Richtung dg (Tangente an den Bogen di) bewegt werden. Das Moment der Muskelverkürzung df muss also zerlegt werden in die Componenten dg (bewegender, formverändernder Theil) und dh (Richtung des absoluten Widerstandes; — gelenkpressender Theil). — Man sieht leicht, dass bei fortschreitender Contraction der bewegende Antheil d_1g_1 immer grösser, der gelenkpressende d_1h_1 immer kleiner wird.

Die Umwandlung des „gelenkpressenden Theils“ der Muskelarbeit in Wärme ist so zu verstehen, dass die Pressung des Gelenkes die Reibung in demselben vermehrt, wodurch die dieser zuzuschreibende Wärmebildung erhöht wird.

Die auf starre Körpertheile (Knochen oder Knorpel) einwirkenden Muskeln greifen, da jene fast alle um einen Punct drehbar befestigt sind, meist an Hebeln an, wodurch die Vertheilung ihres Bewegungsmomentes auf Last und Geschwindigkeit mannigfach modificirt ist. Die meisten dieser Hebel sind einarmig, d. h. der Angriffspunct des Muskels und die Last oder der Widerstand befinden sich auf derselben Seite des Drehpunctes; jedoch kommen auch zweiarmige Hebel vor (einen solchen bildet z. B. der Vorderarm für den am Olecranon angreifenden Triceps brachii). Der Angriffspunct des Muskels liegt meist dem Drehpunct sehr nahe, so dass der Hebelarm des Muskels bedeutend kleiner ist, als der der Last; es können daher nur verhältnissmässig geringe Lasten (an ihrem natürlichen Angriffspunct gedacht), aber mit desto grösserer Geschwindigkeit bewegt werden. Hierdurch ist eine sehr grosse Behendigkeit der Körperbewegungen möglich; eine einfache Ueberlegung zeigt ferner, dass eine entgegengesetzte Anordnung die Gestalt des Körpers, namentlich der Extremitäten, sehr unförmlich machen müsste.

Wo mehrere Muskeln in verschiedenen Richtungen auf denselben Körpertheil bewegend einwirken, lässt sich das Resultat jedesmal leicht mittels des Parallelogramms der Kräfte finden, ebenso die resultirende Zugrichtung Eines Muskels, dessen Fasern verschieden gerichtet sind. Sind verschiedene auf denselben Körpertheil wirkende Muskeln so angeordnet, dass bei gleichzeitiger Anstrengung aller die resultirende Bewegung = 0 werden, der Körpertheil also in Ruhe bleiben kann, so nennt man jeden derselben den Antagonisten der übrigen. Die Gleichgewichtsstellung eines Körpertheils, auf welchen antagonistische Muskeln wirken, ist, abgesehen von dem Einfluss der Schwere, diejenige, bei welcher sich die elastischen Kräfte sämmtlicher Muskeln das Gleichgewicht halten.

Von speciellen Muskelanwendungen ist bereits im 1. Abschnitt mehrfach die Rede gewesen, namentlich bei der Blutbewegung, Athmung und Verdauung. Hier sollen die Bewegungen der starren Theile des Körpers, welche beweglich mit einander verbunden sind, Knochen und Knorpel, im Allgemeinen betrachtet, und dann

zwei wichtige Bewegungsgruppen speciell erörtert werden, nämlich: 1. die Locomotion des Gesammtkörpers, 2. die Bewegungen im Zuleitungsrohre des Athmungsapparats, welche zur Bildung der Stimme und Sprache dienen.

Mechanik des Skeletts.

Die Elemente des Skeletts, die Knochen, sind zum grössten Theile beweglich mit einander verbunden. Absolut unbeweglich für solche Kräfte, die nicht das Bestehen des Organismus gefährden, ist nur die Verbindung der Knochen durch Nähte, wie sie am Schädel vorkommt. Durch Naht verbundene Knochen hat daher die Mechanik als ein unveränderliches Ganzes zu betrachten. Unter den beweglichen Knochenverbindungen sind zwei Arten zu unterscheiden: Die erste gestattet nur eine sehr geringe, aber der Richtung nach ziemlich unbeschränkte Bewegung; der Complex der verbundenen Knochen besitzt eine durch die Verbindung gegebene stabile Form, aus welcher sie nur durch bedeutende Kräfte entfernt werden kann, und in die sie beim Nachlassen derselben mit elastischen Kräften zurückschnellt; diese Form bilden die Synchondrosen oder Symphysen. Die zweite Form gestattet eine ausgiebige, aber der Richtung nach beschränkte Bewegung, ohne wesentlichen Widerstand; sie bedingt also keine Gleichgewichtsstellung; diese Form bilden die Gelenke.

Synchondrosen.

Die Synchondrosen werden dadurch gebildet, dass zwei einander gegenüber stehende, meist congruente Knochenflächen durch ein festeres oder weicheres Bindemittel, meist hyaliner oder Faserknorpel, zusammengekittet sind. Das Ausweichen des Bindemittels nach den Seiten wird durch eine ligamentöse Umhüllung der Verbindungsstelle verhindert. Die Beweglichkeit dieser Knochenverbindungen hängt ab: 1. von der absoluten Festigkeit des Bindemittels; 2. von den Dimensionen desselben: die Beweglichkeit ist nämlich (abgesehen von dem ad 3. genannten Einfluss) direct proportional der Länge der Verbindung, d. h. dem Abstande der beiden Knochenflächen, und umgekehrt proportional dem Querschnitt des Bindemittels, d. h. der Grösse der Knochenflächen; — 3. von der Straffheit des umhüllenden Bandes. — Immer ist die Beweglichkeit sehr gering, und Muskelzüge haben daher auf derartige Knochenverbindungen fast keinen Einfluss. Dagegen ist

die Elasticität derselben von grosser Bedeutung, namentlich für die Wirbelsäule, in welcher eine ganze Reihe von Synchondrosen (die Intervertebralknorpel) auf einander folgen, und dadurch der mehrfach gekrümmten Säule eine gewisse Biegsamkeit und grosse Elasticität verleihen.

Gelenke.

In den absolut beweglichen Knochenverbindungen der Gelenke sind die der Bewegung entgegenwirkenden Widerstände auf ein Minimum reducirt. Dagegen ist die Richtung der Bewegungen schon durch die Form der Gelenkverbindung mannigfach beschränkt. — Die beiden mit einander in Gelenkverbindung tretenden Knochen kehren sich zwei glatte, überknorpelte Flächen (Gelenkflächen) zu, welche durch gewisse weiter unten zu besprechende Mittel beständig in möglichst ausgedehnter gegenseitiger Berührung gehalten werden. Die eine derselben ist stets grösser als die andre.

Am einfachsten sind diejenigen Gelenke, bei welchen die kleinere Gelenkfläche beständig mit allen ihren Puncten die grössere berührt. Soll diese Berührung bestehen bleiben, also keine andere Bewegung als ein Schleifen der kleineren auf der grösseren Gelenkfläche stattfinden, so hängt natürlich die Möglichkeit der gegenseitigen Verschiebung beider Knochen durchaus von der Form der Gelenkfläche (beide Flächen decken sich, die eine ist der Abguss der anderen) ab. — Ueberhaupt gestatten ein solches Schleifen nur bestimmte Flächen von regelmässiger Gestalt, und zwar: 1. Ebenen (Gelenke mit ebenen Flächen scheinen nicht vorzukommen; die Bewegungen, die sie gestatten würden, sind: a. Drehung jedes Knochens um Axen, die auf der Gelenkebene senkrecht sind; b. Verschiebung der Axe jedes Knochens parallel mit sich selbst). — 2. Oberflächenstücke von Rotationskörpern, d. h. Flächen, welche entstanden gedacht werden können durch Rotation einer Graden oder einer beliebigen Linie von einfacher Krümmung, um eine in derselben Ebene liegende Axe. (Es entsteht auf diese Weise: wenn die rotirende Linie gerade und der Axe parallel ist, ein Cylinder; ist sie gerade, aber der Axe nicht parallel, ein Kegel; ist sie ein Halbkreis und die Axe sein Durchmesser, eine Kugel; ist sie ein Kreisbogen, und die Axe liegt auf seiner convexen Seite, eine sattelförmige Fläche; liegt die Axe auf seiner concaven Seite [bildet sie eine Sehne], ein Cycloïd; ist sie eine Ellipse und die Drehaxe eine ihrer geometrischen Axen,

ein Ellipsoïd, u. s. w.; — ist sie endlich eine beliebige krumme Linie, so entsteht ein gekehlter drehrunder Körper, eine Rolle, etc.). — Alle Gelenke dieser Form gestatten eine Drehung beider Knochen um eine gemeinschaftliche Axe, und zwar um die Rotations-Axe der Gelenkfläche; man nennt sie einaxige oder Charnier-Gelenke (Ginglymi). — Nur die Gelenke mit Kugelflächen machen eine Ausnahme, indem sie eine Drehung um jeden beliebigen Durchmesser der Kugel, oder wie man auch sagt, um einen Punct, nämlich den Mittelpunct der Kugel, gestatten; man nennt sie vielaxige oder Nussgelenke (Arthrodieen). — Eine besondere Art von einaxigen Gelenken bilden die Schraubengelenke. Ihre Gelenkfläche kann so entstanden gedacht werden, dass die rotirende (hier krumme) Linie, während der Rotation, in der Richtung der Axe nach einem Endpunct derselben vorrückt, und zwar mit einer der Rotationsgeschwindigkeit proportionalen Geschwindigkeit. Gelenke dieser Art bedingen bei der Drehung um die Rotationsaxe zugleich eine gegenseitige Verschiebung der Gelenkflächen in der Richtung der Axe (analog der Verschiebung einer in ihrer Mutter sich drehenden Schraube).

Die bisher betrachteten Bedingungen sind nur bei einem Theile der im Körper vorhandenen Gelenke verwirklicht, und auch hier nirgends mit mathematischer Genauigkeit. Bei einer grossen Zahl von Gelenken sind die Gelenkflächen nicht congruent, so dass eine vollkommene Berührung mit allen Puncten der kleineren unmöglich ist. Auch für die bereits besprochenen Formen sind Stellungen möglich, in welchen eine nicht ganz vollkommene, sondern nur annähernde Deckung stattfindet; dadurch ist z. B. den Gelenken mit sattelförmigen und cycloïden Flächen ausser der Drehung um die Rotationsaxe noch eine zweite gestattet, um eine Axe, welche zu jener senkrecht gerichtet ist, nämlich um eine durch das geometrische Centrum des rotirenden Kreisbogens gehende, zur Rotationsaxe senkrechte Axe, vorausgesetzt, dass die eine Gelenkfläche nur einen kleinen Theil der anderen bedeckt. Ueberall, wo keine unmittelbare Berührung der Gelenkflächen stattfinden kann, werden die Lücken durch gewisse im Gelenke befindliche Weichtheile und Flüssigkeiten ausgefüllt (s. unten).

Wenn eine vollkommne Deckung der Gelenkflächen nicht erforderlich ist, so wächst dadurch die Zahl der Gelenkformen und die Möglichkeit ihrer Bewegungen in's Unübersehbare. Auch wird es unmöglich, aus der blossen Form der beiden Gelenkflächen auf

die Beweglichkeit zu schliessen, da die Beschränkungen derselben überwiegend von den übrigen Bestandtheilen des Gelenkes herrühren. Eine allgemeine Betrachtung dieser unregelmässigen Gelenke, deren Flächen nicht Rotationskörpern angehören, ist daher unmöglich; jedes einzelne aber durchzugehen, würde, selbst wenn die Forschung bereits alle behandelt hätte, hier zu weit führen.

Die beständige und möglichst innige Berührung der beiden Gelenkflächen wird durch folgende Mittel erhalten: 1. Der Raum zwischen beiden Gelenkflächen ist nach aussen abgeschlossen. Beide Knochenenden werden nämlich durch ein kurzes Rohr mit einander verbunden, das um den Umfang jedes Gelenkkopfes angewachsen ist (Gelenkkapsel); die so gebildete Höhle hat nur ein capillares Lumen, und ist mit einer entsprechenden Menge einer zähen, schlüpfrigen Flüssigkeit (Gelenkschmiere, Synovia) erfüllt. Luft kann nicht in dieselbe eindringen. Die beiden Gelenkflächen können sich demnach nicht weiter von einander entfernen, als die geringe in der Gelenkhöhle befindliche Synovialmenge gestattet. Jede weitere Entfernung verhindert der äussere Luftdruck mit einer Kraft, die gleich ist dem Product aus dem Flächeninhalt der kleineren Gelenkfläche und dem barometrischen Luftdruck für die Flächeneinheit. Diese Befestigungsweise ist namentlich für die Kugelgelenke, deren Gelenkflächen sehr gross sind, äusserst wichtig, weil hier jede andere Befestigungsweise die freie und allseitige Beweglichkeit bedeutend beschränken würde. Beim Hüftgelenk, dem grössten Kugelgelenk des Körpers ist die kleinere Gelenkfläche (die des Acetabulum) so gross, dass der auf ihr lastende Luftdruck dem Gewicht des ganzen Beins das Gleichgewicht hält, so dass letzteres nicht herabfällt, nachdem man alle umgebenden Weichtheile und selbst die Gelenkkapsel durchschnitten hat; es kann nämlich auch nach der Entfernung der Gelenkkapsel keine Luft in den Raum zwischen Pfanne und Gelenkkopf eindringen, weil diese aufs Genaueste congruent sind, und namentlich der Rand der Pfanne durch einen zugeschärften elastischen Knorpelring (Labrum cartilagineum) innig sich an den Schenkelkopf anschmiegt. — Wo eine mangelhafte Congruenz der Gelenkflächen einen grösseren Gelenkhohlraum nöthig macht, ist der grösste Theil desselben nicht durch flüssige Synovia, sondern durch verschiebbare Knorpel, Fettmassen oder Bänder, welche durch die Gelenkhöhle gehen, ausgefüllt; das ausgebildetste Gelenk dieser Art ist das Kniegelenk. — 2. Bei fast allen Gelenken dienen ausserdem noch ligamentöse Massen zur Befestigung; dieselben be-

stehen entweder in gespannten Bändern, welche von einem Knochen zum andern hinübergehen (meist mit der Kapsel verwachsen), oder in gespannten Theilen der Kapsel selbst. Da die Haftbänder eine beständige Spannung besitzen müssen, so können sie nur so liegen, dass sie die Bewegung nicht hindern, also bei Charniergelenken an beiden Enden der Drehaxe. Bei den meisten Gelenken mit nicht congruenten Flächen werden erst durch die Insertion der Haftbänder die Drehaxen bestimmt.

Die Vorrichtungen, welche nicht die Richtung, sondern die Ausgiebigkeit der Gelenkbewegungen bestimmen, sind folgende: 1. besondere Gestaltung des Knochens; so bildet z. B. beim Ellbogengelenk das Anstemmen des Olecranon ulnae gegen den Sinus maximus humeri eine absolute Grenze für die Extension des Vorderarms; 2. sog. Hemmungsbänder, d. h. Ligamente, welche bei mittleren Gelenkstellungen ungespannt sind, aber bei gewissen extremen Stellungen sich anspannen, dadurch dass ihre Ansatzpuncte sich bei Bewegungen des Gelenks von einander bis zum Maximum entfernen. Die Ansatzpuncte dieser Bänder liegen daher in der Regel nicht an den Enden der Drehaxe. Eine Ausnahme hiervon machen die Hemmungsbänder der sog. Spiralgelenke, von denen das Kniegelenk das auffallendste Beispiel bietet. Ein Sagittalschnitt durch das Gelenkende des Femur zeigt als Begrenzung eine Spirale, deren Mittelpunct nach hinten liegt und deren Vectoren von hinten nach vorn an Länge zunehmen. An den Endpuncten einer quer durch diesen Mittelpunct gelegten Axe (Tuberositas condyli interni und externi femoris) sind die oberen Enden der beiden Ligamenta lateralia befestigt (das untere Ende des inneren ist am Condylus internus tibiae, das des äusseren am Capitulum fibulae angeheftet). Durch diese beiden Bänder wird das Kniegelenk zu einem unvollkommenen Charniergelenk. Dadurch aber, dass bei flectirtem Knie die kleinsten Vectoren der Spirale, bei vorschreitender Extension immer grössere in die Richtung der Bänder einrücken, wird der Abstand ihrer Ansatzpuncte, mithin ihre Spannung, von der Flexions- zur Extensionsstellung stetig vergrössert, bis zu einem Maximum, über welches hinaus eine weitere Extension unmöglich ist. Hierdurch wird zugleich bewirkt, dass die Drehung des Unterschenkels um seine Längsaxe nur in der Flexion unabhängig vom Oberschenkel möglich ist, nicht aber bei gestrecktem Bein, wo Unter- und Oberschenkel durch jene Einkeilung ein einziges Stück bilden. 3. Auch die die Gelenke um-

gebenden Weichtheile (Muskeln, Sehnen, Haut) können ähnlich wie die Hemmungsbänder den Bewegungen durch ihre Anspannung Grenzen setzen.

Gleichgewichtsbedingungen und active Locomotion des Gesammtkörpers.

Für die hier zu besprechenden Verhältnisse kann man den Körper als eine vielfach gegliederte und mehrfach verzweigte Kette betrachten, deren Gliederabtheilungen überall da zu suchen sind, wo zwei Knochen mit einander beweglich verbunden sind. Eine solche Kette wird nur dann in stabilem Gleichgewicht sich befinden, wenn jedes einzelne Glied genügend unterstützt ist. Dies wird bei den verschiedenen Körpersituationen (Liegen, Sitzen, etc.) auf die mannigfaltigste Art erreicht. Die Stellung, welche hier allein besprochen werden soll, ist das aufrechte Stehen.

Stehen.

Unter freiem Aufrechtstehen versteht man diejenige Gleichgewichtsstellung des Körpers, bei welcher der Gesammtkörper nur durch die beiden den Boden berührenden Fusssohlen gestützt ist. Wäre der ganze Körper eine starre, ungegliederte Säule, so wäre hierfür keine weitere Bedingung zu erfüllen, als dass der Schwerpunct derselben durch die Unterstützungsfläche (gegeben durch die Berührungspuncte zwischen Fusssohlen und Boden) gestützt wäre, d. h. dass die Schwerlinie (ein durch den Schwerpunct gehendes Loth) den Boden innerhalb der Unterstützungsfläche träfe. Zu einer solchen starren Säule kann aber der Körper nur dadurch werden, dass alle in Betracht kommenden beweglichen Knochenverbindungen unbeweglich festgestellt werden. Beim natürlichen Stehen geschieht diese Feststellung fast ohne Beihülfe von Muskelcontractionen, so dass die Muskeln beim Stehen nur für das allerdings ziemlich anstrengende Balancement des labilen Gleichgewichts beschäftigt sind.

Die in Betracht kommenden Knochenverbindungen sind: die Tarsal- und Tarso-Metatarsal-Gelenke, das Fussgelenk, das Kniegelenk, das Hüftgelenk, die Wirbelverbindungen (die Beckensymphysen können als absolut fest gelten) und das Gelenk zwischen Kopf und obersten Halswirbeln. Die übrigen Knochenverbindungen (des Thorax, der oberen Extremität und der Kiefer) kommen nicht in Betracht, weil die betreffenden Knochen nicht anderen zur Unterstützung dienen, sondern an den übrigen aufgehängt sind.

Da die Wirbelverbindungen der Hauptsache nach Synchondrosen sind, so bildet die Wirbelsäule einen starren, aber etwas biegsamen und sehr elastischen Stab; derselbe ist mehrfach gekrümmt, nach vorn convex in der Hals- und Lendengegend, nach vorn concav im Brust- und Kreuzbeintheil. Für die Intervertebralgelenke ist deshalb keine besondere Steifung nöthig. Es bleiben somit nur folgende Gelenke übrig:

1. Das Gelenk zwischen Kopf und obersten Halswirbeln. Da der Kopf in beständiger Bewegung ist, so findet in diesem Gelenk keine Steifung im Sinne der folgenden Statt, sondern die Stellung des Kopfes wird durch den Contractionszustand der zahlreichen Muskeln bestimmt. Fehlt dieser (im Schlafe, etc.), so sinkt bei aufrechter Rumpfstellung der Kopf nach vorn über und stützt sich mit dem Kinn auf die Brust, da der Schwerpunct des Kopfes weiter nach vorn liegt, als sein Unterstützungspunct.

2. Das Hüftgelenk. a. Der Schwerpunct des hier zu unterstützenden Körperantheils, — Rumpf + Kopf, — liegt in einer durch den Proc. xiphoideus sterni gelegten Horizontalebene (Weber), und zwar nahe der Wirbelsäule (vor dem 10. Brustwirbel, Horner); er schwankt begreiflich mit der Füllung des Digestionsapparats, u. s. w. Das durch ihn gelegte Loth (die „Schwerlinie") fällt hinter die Verbindungslinie der Hüftgelenke. Der Rumpf müsste hiernach hinten überfallen, wäre er nicht vorn jederseits durch ein starkes, an die Spina ilium ant. inf. geheftetes Band, Lig. superius seu iliofemorale, am Oberschenkelknochen (Linea intertrochanterica ant.) befestigt. Der Rumpf wird also auf den Schenkelköpfen etwa so gehalten, wie ein schräg geschultertes Gewehr, dessen Hintenüberfallen man durch Festhalten des Kolbens mit der Hand verhindert. Ganz ähnlich wie das Lig. iliofemorale wirkt der vordere Theil der gespannten Fascia lata (Lig. iliotibiale) und die Spannung der grossen Unterschenkelstrecker (M. extensor quadriceps), mit dem Unterschied, dass der untere Ansatzpunct dieser Halter am Unterschenkel liegt. b. Eine Feststellung in frontaler Richtung (gegen das Ueberfallen nach rechts oder links) wäre durch die doppelte Unterstützung des Beckens unnöthig gemacht, wenn beide Beine am Boden befestigt wären. Da dies nicht der Fall ist, so wäre ein seitliches Ueberfallen, d. h. eine Drehung des Rumpfes um einen Schenkelkopf nach der Seite möglich, wenn nicht die damit nothwendig verbundene Adduction des Oberschenkels über die Mittellinie hinaus bei gestrecktem Ober-

schenkel durch das Lig. teres verhindert würde, namentlich wenn es durch Auswärtsrollen des Beines, wie es beim Stehen der Fall ist, gespannt wird; dies Auswärtsrollen besorgt der Glutaeus maximus; der Adduction wirkt ferner das gespannte äussere Blatt der Fascia lata entgegen. — c. Eine Feststellung gegen Rotation des Rumpfes auf dem Schenkelkopf ist beim Stehen auf zwei Beinen unwesentlich; sie kann durch die Glutaeen und die Bänder bewirkt werden.

3. Das Kniegelenk. a. Der gemeinsame Schwerpunct von Kopf + Rumpf + Oberschenkeln liegt zwar tiefer, aber nicht wesentlich weiter nach vorn, als der von Kopf und Rumpf allein. Auch für das Kniegelenk fällt also die Schwerlinie hinter den Unterstützungspunct; auch hier müssen also Vorrichtungen gegen das Hintenüberschlagen (Beugung) gegeben sein. Diese bestehen in der Spannung des Lig. iliotibiale (s. oben) und in der Spannung und Contraction des Extensor quadriceps. — b. Die Feststellung in frontaler Richtung ist schon durch die Charnierbewegung des Kniegelenks, nämlich durch die Ligg. lateralia unnöthig gemacht. — c. Die Rotation auf den Unterschenkeln ist in der Streckung durch den p. 213 erwähnten Mechanismus verhindert.

4. Das Sprunggelenk. Der Schwerpunct des Gesammtkörpers (die Füsse werden hier vernachlässigt) liegt ungefähr im Promontorium ossis sacri, die Schwerlinie trifft hiernach beim Stehen etwas vor die Verbindungslinie der beiden Fussgelenkaxen. Es muss also hier das Vornüberschlagen des Körpers verhindert werden. Dies kann geschehen: a. dadurch dass die Axen der beiden Sprunggelenke einen Winkel mit einander bilden, so dass eine gleichzeitige Rotation um beide ohne Stellungsveränderung (Entfernung) der Beine unmöglich ist*); b. durch Einklemmung des hinteren, schmaleren Theils der Astragalusrolle in die von den beiden Malleolen gebildete Gabel, welche in der Streckung des Unterschenkels so eng ist, dass sie den vorderen, breiteren Theil der Rolle nicht aufnehmen kann (wie es doch beim Vornüberbeugen nöthig wäre); die Einklemmung zwischen die Malleolen geschieht durch die mit der Streckung des Unterschenkels verbundene Rotation der Tibia um die Fibula, wodurch die Gabel so gedreht wird, dass sie die Rolle schräg umgreift. — c. durch die Spannung und

*) Dies ist jedoch nur eine sehr schwache Hemmung; denn auch wenn man sich beide Knie zusammenschnürt, kann man aus der stehenden Stellung sich ohne Hinderniss mit steifen Beinen nach vorn überbeugen, ohne dass die Fersen den Boden verlassen.

Contraction der Fussbeuger (im anatomischen Sinne), Muskeln der Achillessehne, Tibialis post., Peronaei post., u. s. w.

5. Kleine Fussgelenke. Die Tarsal- und Metatarsalknochen bilden ein Gewölbe, auf dessen höchstem Punct (Caput astragali) die Last des Körpers ruht und das sich mit drei Puncten auf den Boden stützt: mit dem Tuber calcanei (Ferse) und mit den Capitula metatarsi 1. und 5. (Ballen der grossen und kleinen Zehe). Diese Wölbung, welche die Schwere des Körpers abzuplatten sucht, wird hauptsächlich durch die Spannung der Bänder an der Plantarseite des Fussskeletts erhalten; nur bei krankhafter Erschlaffung derselben giebt die Wölbung nach („Plattfuss"). — Die Zehen dienen beim Stehen nicht zur Unterstützung des Körpers, sind aber auch hier für die Balancierbewegungen, namentlich aber beim Gehen, von Wichtigkeit. Auch das „Stehen auf den Zehen" ist nur ein Balanciren auf den Capitula metatarsi mit gestrecktem Fussgelenk (i. vulgären S.), wobei der Rumpf soweit vorgebeugt wird, dass seine Schwerlinie in die Unterstützungslinie fällt.

Gehen, Laufen u. s. w.

Das Vorwärtsgehen besteht darin, dass das Becken, und mit ihm der Rumpf, rhythmisch abwechselnd durch eins der beiden Beine (das „active") gestützt und eine Strecke weit (eine „Schrittlänge") vorwärts geschoben wird, während das andre („passive") Bein nur an ihm hängt. Im Beginne eines Schrittes ist das während desselben active Bein (meist leicht gebeugt, s. unten) senkrecht gestellt und bildet eine Cathete eines rechtwinkligen Dreiecks, dessen Hypothenuse von dem nach hinten vollkommen ausgestreckten und nur mit der Zehenspitze den Boden berührenden (s. unten) passiven Bein gebildet wird und dessen andre Cathete die Verbindungslinie beider Füsse am Boden darstellt. Das active Bein geht nun, das Becken vorschiebend aus seiner senkrechten Cathetenstellung in eine schräg nach vorn gerichtete Hypothenusenstellung über, wobei es sich, da das Becken in horizontaler Richtung vorgeschoben werden soll, entsprechend verlängern muss. Dies geschieht dadurch dass sich das (im Anfang leicht gebeugte) Bein in allen seinen Gelenken vollkommen streckt; die Streckung im Fussgelenk (vulgär) bedingt eine Ablösung der Ferse vom Boden, wodurch der Stützpunct auf die Capitula metatarsi übergeht; auch diese aber werden zuletzt vom Boden erhoben, so dass das Bein nur noch mit der Spitze der grossen Zehe den Boden be-

rührt; der Fuss wird also wie eine aufgehobene Kette vom Boden „abgewickelt". Jetzt hat das active Bein gegen den Rumpf dieselbe Stellung, welche im Anfang das passive hatte. — Dieses letztere, welches soeben beim vorhergehenden Schritte als actives fungirt, also dieselbe Bewegung durchlaufen hatte, verlässt im Beginn des Schrittes den Boden und macht um seinen Aufhängepunct am Becken eine Pendelschwingung nach vorn, durch welche sein Fuss um ebensoweit vor den activen gebracht wird, als er im Beginn des Schrittes hinter demselben stand (d. h. eine Schrittlänge); er wird jetzt niedergesetzt, und steht nun, sobald die Verschiebung des Beckens durch das active Bein vollendet ist, senkrecht unter diesem, wie im Anfange des Schritts der active Fuss. (Um bei der Pendelschwingung nicht den Boden zu berühren, muss das pendelnde Bein sich durch Beugung etwas verkürzen.) Es ist also während des Schritts das active Bein aus seiner Cathetenstellung in eine Hypothenusenstellung, das passive aber aus seiner Hypothenusenstellung in eine Cathetenstellung übergegangen; das Dreieck ist um eine Schrittlänge vorgeschoben; der passive Fuss ist um zwei Schrittlängen vorgependelt, der active hat seinen Platz behalten; beide Beine wechseln jetzt ihre Rollen, das eben abgewickelte active Bein wird passiv und beginnt seine Pendelschwingung, das eben niedergesetzte passive Bein wird activ und beginnt seine Abwicklung; u. s. f.

Die Geschwindigkeit des Ganges muss hiernach abhängen: 1. von der Schrittlänge; 2. von der Schrittdauer, welche zusammengesetzt ist aus der Dauer der Pendelschwingung und dem Intervall von der Vollendung derselben bis zum Beginn der nächsten, d. h. dem Zeitraum, in welchem beide Füsse den Boden berühren. 1. Die Schrittlänge, als Cathete des erwähnten rechtwinkligen Dreiecks gedacht, ist um so grösser, je grösser der Unterschied zwischen Hypothenuse und der andern Cathete, also: a. je kürzer, d. h. je stärker gebeugt das active Bein im Beginn des Schrittes ist, also je niedriger das Becken beim Gehen getragen wird; b. je grösser der Längenunterschied zwischen dem vollkommen abgewickelten (passiven) und dem senkrechten Bein ist, d. h. je länger der Fuss ist; lange Personen können daher grössere Schritte machen, als kurze. — 2. a. Die Pendelschwingung geschieht nach bekannten Gesetzen um so schneller, je kürzer das schwingende Bein ist, die Elongation (Schrittlänge) hat ebenfalls einen Einfluss, weil der Elongationswinkel hier ziemlich gross ist.

b. Der Zeitraum, in welchem beide Füsse den Boden berühren, kann willkürlich verkürzt werden, und wird beim schnellsten Gehen = 0, so dass der abgewickelte Fuss in demselben Augenblicke den Boden verlässt, in welchem der andere nach seinem Pendeln niedergesetzt wird.

Eine noch grössere Geschwindigkeit kann durch das Laufen erreicht werden, bei welchem es in jeder Schrittperiode einen Zeitraum giebt, in welchem keiner der beiden Füsse den Boden berührt. Das abgelöste Bein hat schon seine Schwingung begonnen, ehe noch die des anderen vollendet ist. Hierzu ist erforderlich, dass dem Becken eine genügende Schwungkraft mitgetheilt wird, um während des Schwebens nicht zu fallen; dies geschieht dadurch, dass das active Bein im Beginn sehr stark gebeugt ist und die Streckung mit grosser, schnellender Geschwindigkeit erfolgt.

Auf die verschiedenen Abarten des Gehens und Laufen, sowie auf die Nebenerscheinungen, welche dabei beobachtet sind (W. und E. Weber, H. Meyer) und sich zum Theil schon aus dem Gesagten ableiten lassen, kann hier nicht eingegangen werden.

Stimme und Sprache.

Der durch den Kehlkopf und die Rachen-, Mund- und Nasenhöhle streichende Exspirationsluftstrom, ausnahmsweise auch der Inspirationsstrom wird benutzt, um Theile dieser Organe in Schwingungen zu versetzen und dadurch Klänge und Geräusche hervorzubringen; erstere bezeichnet man mit dem Namen „Stimme", beide, sobald sie als Zeichen zum Zwecke der Verständigung benutzt werden, als „Sprache."

I. Stimme.

Die Klänge der Stimme entstehen durch Schwingungen der unteren Stimmbänder des Kehlkopfes, welche nach Art einer membranösen Zunge in dem Kehlkopfrohr ausgespannt sind. Angesprochen werden sie von unten her durch den Strom der exspirirten Luft. Das Rohr, in welches die Stimmbänder eingesetzt sind, — unten („Windrohr") Bronchialbaum, Trachea, Kehlkopf; oben („Ansatzrohr") Kehlkopf, Pharynx, Mund- und Nasenhöhle, — dient wie die Röhren der Zungenpfeifen theils zur Beinflussung des Klanges, theils als Resonator.

Als „Klang" bezeichnet man neuerdings (Helmholtz) jede Gehörsempfindung, welche durch regelmässige (periodische) Luftschwingungen hervorgebracht wird. Sind die Luftschwingungen einfach pendelartig, so wird der Klang zum

„Ton." Jede complicirtere regelmässige Schwingung lässt sich aber nach einem bekannten mathematischen Lehrsatz in eine Summe einfach pendelartiger Schwingungen zerlegen, deren Schwingungszahlen sich wie 1:2:3 u. s. w. verhalten (Fourier). Diese Zerlegung kann aber nicht bloss mathematisch, sondern auf gleich zu beschreibende Weise auch gewissermaassen mechanisch geschehen. Es lässt sich also jeder Klang auffassen als eine Summe von Tönen, deren Schwingungszahlen sich wie 1:2:3 u. s. w. verhalten (Partialtöne des Klanges). Den tiefsten dieser Töne nennt man den Grundton des Klanges, die folgenden dessen harmonische Obertöne. Hat der Grundton die Schwingungszahl n, so sind die Schwingungszahlen der harmon. Obertöne: 2n (Octave des Grundtons), 3n (Duodecime), 4n (2te Octave), 5n (grosse Terz davon), u. s. w. Die Anzahl der Partialtöne, die relative Stärke der einzelnen ist bei verschiedenen Klängen, z. B. bei denen verschiedener Instrumente, äusserst verschieden; oft fehlen einzelne Partialtöne aus der Reihe ganz. Man benennt den Klang meist nach seinem stärksten Partialton (Hauptton, die andern: Nebentöne). Tritt ein Ton, z. B. a, in verschiedenen Klängen als Hauptton auf, so bezeichnet man dies im gewöhnlichen Leben dadurch, dass man a mit verschiedener „Klangfarbe (Timbre)" gehört habe. Zeichnet man die Wellencurve eines Klanges, so weicht sie von der eines einfachen Tones in ihrer Gestalt mannigfach ab; häufig nähert sie sich deutlich der Wellenform eines bestimmten Tons: ihres Haupttons; man sagte daher früher, zwei gleich hohe und starke „Töne verschiedenen Timbres" differiren in dem Verlauf ihrer (gleich langen und hohen) Wellen.

Die Zerlegung eines Klanges in seine Partialtöne geschieht am einfachsten durch Mittönen (Helmholtz): Durch einen einfachen Ton werden fast ausschliesslich die Körper in Mitschwingung versetzt, welche dieselbe Schwingungszahl haben; durch einen Klang aber alle diejenigen, deren eigene Schwingungszahl mit der eines seiner Partialtöne übereinstimmt, und zwar genau in dem Intensitätsverhältniss, welches den einzelnen Partialtönen bei der Zerlegung des Klanges nach der Fourier'schen Reihe zukommt. Hat man also eine Reihe von leicht mittönenden Körpern (Resonatoren), deren Eigentöne den einzelnen harmonischen Obertönen eines Tones c entsprechen, so werden, beim Ertönen eines Klanges vom Grundton c, die einzelnen Resonatoren mit verschiedenen Intensitäten, einzelne gar nicht, mittönen. Als Resonatoren benutzt man am einfachsten abgestimmte Glaskugeln mit zwei Oeffnungen, deren eine in den Gehörgang passt. Sowie in einem Klange der Eigenton des Resonators als Partialton vorkommt, so wird dieser laut gehört, während alle übrigen Töne unhörbar bleiben (das andre Ohr wird verstopft). Ebenso wie man auf diese Weise die Klänge analysiren kann, kann man sie auch umgekehrt durch Synthese aus einfachen Tönen zusammensetzen. Methoden völlig einfache Töne darzustellen und zu combiniren s. unten (Sprache).

Auch der Schall des Kehlkopfes und der ihm analogen Zungenpfeifen sind Klänge, in denen der Grundton bedeutend überwiegt, aber die harmonischen Obertöne meist bis zum 6. oder 8. durch die Analyse nachweisbar sind. — Wenn nun im Folgenden von den Tönen des Kehlkopfes und ihrer Höhe die Rede ist, so ist darunter immer der Grundton der Klänge zu verstehen.

Töne der Zungen und Zungenpfeifen.

Eine „Zunge" im acustischen Sinne ist eine elastische Platte, welche in der Ruhe eine Oeffnung fast genau verschliesst, aber so angebracht ist, dass durch

jede Excursion aus ihrer Gleichgewichtslage die Spalten zwischen ihren Rändern und den Rändern der Oeffnung vergrössert werden. Wird ein genügend starker Luftstrom gegen die Oeffnung geblasen, so muss dieser, wie sich leicht ergiebt, die Zunge in Schwingungen versetzen; die Spalten sind nämlich in der Ruhelage der Platte so eng, dass der Luftstrom nicht ohne weiteres hindurchgehen kann, sondern ein Hinderniss findet; es findet also vor der Zunge eine Stauung der Luft, eine Druckzunahme statt, welche sobald sie eine gewisse Höhe erreicht hat, die elastische Platte zum Ausweichen bringt; in diesem Augenblick strömt die Luft mit Gewalt aus und der Druck vor der Zunge nimmt so beträchtlich ab, dass diese wieder zurückschwingt; dasselbe Spiel wiederholt sich beständig. Es wird also durch diesen Mechanismus der continuirliche Luftstrom in einen intermittirenden oder wenigstens ab- und zunehmenden verwandelt, und zugleich die Zunge in tönende Schwingungen versetzt*). — Die Zunge kann entweder eine einseitig befestigte starre elastische Platte sein, wie bei vielen zungenführenden musicalischen Instrumenten, oder eine über die Oeffnung hinweggespannte elastische Membran („membranöse Zunge"). Letztere kann wiederum entweder so über die Oeffnung gespannt sein, dass sie zu beiden Seiten Spalten lässt, oder sie kann die Oeffnung völlig ausfüllen, und nur in der Mitte eine Spalte lassen. Letzterer Art ist die durch die beiden Stimmbänder mit der Stimmritze gebildete membranöse Zunge des Kehlkopfs.

Die Höhe (d. h. die Schwingungszahl in der Zeiteinheit) des Tons, den eine angeblasene Zunge giebt, ist abhängig von der Schwingungszeit der Platte an sich; sie ist demnach umgekehrt proportional der Länge der Platte und direct proportional der Quadratwurzel aus ihrer Elasticitätsgrösse, — bei gespannten Membranen also der Quadratwurzel aus den spannenden Gewichten, ganz wie bei einer gespannten Saite. Bei membranösen Zungen kommt hierzu noch ein dritter Einfluss, nämlich der der Stärke des Anblasens, welche für die Tonhöhe der gewöhnlichen starren Zungen gleichgültig ist. Dass stärkeres Anblasen den Ton hier nicht bloss verstärkt, sondern auch erhöht (J. Müller), erklärt sich daraus, dass dasselbe zugleich die Spannung der Membran vermehrt; denn die Mittelstellung, um welche die Zunge schwingt, weicht bei stärkerem Anblasen weiter von der Ruhelage ab, als bei schwächerem; diese grössere Abweichung vermehrt aber bei Membranen natürlich die Spannung, während sie bei starren Platten deren Elasticität, soweit sie bei den Schwingungen in Betracht kommt, nicht erhöht. Der erhöhende Einfluss des stärkeren Anblasens ist genau noch nicht festgestellt. — Die Form und Grösse der Spalte ist nur insofern von Einfluss auf den Ton, als eine engere Spalte bei gleicher lebendiger Kraft die Stauung, also den Druck vor der Zunge vergrössert, somit ein stärkeres Anblasen möglich macht.

Befindet sich die Zunge in einer Röhre („Zungenpfeife"), so nennt man den den Luftstrom zuführenden Theil derselben das Windrohr, den anderen das

---

*) Ob der Ton einer Zunge von den Schwingungen der Zunge selbst (J. Müller) oder von den Schwingungen der intermittirend ausströmenden Luft, wie bei der Sirene (E. Weber) herrührt, ist streitig. Zu Gunsten der ersteren Ansicht spricht namentlich die Thatsache, dass, wenn die Zunge so gestellt ist, dass sie durch die Oeffnung durchschlägt, so dass also der Luftstrom bei einer Hinundherschwingung der Zunge zweimal statt einmal unterbrochen wird, dennoch nicht die Octave, sondern derselbe Ton gehört wird, wie bei einfachem Einschlagen der Zunge (J. Müller).

Ansatzrohr. Wird eine solche Zunge angeblasen, so hört man nicht den Eigenton derselben, sondern seine Höhe wird durch den Einfluss des Rohres, namentlich des Ansatzrohrs, verändert (ausserdem seine Intensität durch Resonanz verstärkt). Bei nicht membranösen Zungen wird der Eigenton der Zunge durch Verlängerung des Ansatzrohrs vertieft und zwar bis zu einer Octave; dies Maximum tritt ein, wenn das Ansatzrohr die Länge erreicht hat, bei welcher sein Eigenton gleich dem Eigenton der Zunge geworden ist. Weitere Verlängerung führt den Ton wieder bis zur ursprünglichen Höhe hinauf, und dann ferner wieder um ein Quarte zurück (wenn die Länge doppelt so gross geworden ist, wie bei der Erreichung der Octave), dann wieder zur ursprünglichen Höhe, u. s. w. (Weber). Bei membranösen Zungenpfeifen treten dieselben Veränderungen, aber nur annähernd ein (J. Müller). Andre behaupten, dass bei membranösen Zungenpfeifen überhaupt kein Einfluss des Rohres auf die Höhe stattfinde, vorausgesetzt, dass beide Membranen gleiche Spannung*) besitzen (Rinne). In der That hat beim Kehlkopf das Ansatzrohr keinen Einfluss auf die Tonhöhe, was bei der zuerst genannten Anschauung nur dadurch erklärt werden kann, dass der Kehlkopf sich von künstlichen membranösen Zungenpfeifen in einem wesentlichen Puncte unterscheidet; bei diesen nämlich ist durch die Ueberspannung der Membran über die Wand des Rohres, letztere zum Mitschwingen sehr disponirt, während die Spannung der Stimmbänder von den Wänden des Rohrs fast unabhängig ist (J. Müller). Der Einfluss des Rohres vergrössert sich, wenn nicht die ganze Membran, sondern nur mehr oder minder breite Randstrecken derselben schwingen, mit der Breite dieser Strecken (Rinne).

Einrichtung des Kehlkopfs.

Im Kehlkopf wird die membranöse Zunge gebildet durch zwei horizontale membranöse Platten, die unteren Stimmbänder, welche zwischen der inneren (hinteren) Fläche des Schildknorpels und den vorderen äusseren Flächen der Giessbeckenknorpel ausgespannt, und mit der Kehlkopfschleimhaut, die hier ausnahmsweise Pflasterepithel trägt (vgl. p. 74), bekleidet sind. Die Spalte zwischen beiden, die Stimmritze (Glottis vocalis), setzt sich nach hinten fort in den Zwischenraum zwischen beiden inneren Flächen der Giessbeckenknorpel, die Athemritze (Glottis respiratoria). Der Schildknorpel und die Giessbeckenknorpel sind drehbar auf dem Ringknorpel befestigt, ersterer dreht sich um eine horizontale Queraxe, so dass durch die Drehung sein vorderer Theil (die Schildplatte) dem vorderen Theil des Ringknorpels genähert oder von ihm entfernt werden kann; hierdurch wird die Neigung der

*) Verschiedene Spannung beider Membranen hat natürlich auf den Eigenton der membranösen Zunge Einfluss, und zwar soll der Zungenton entweder in der Mitte liegen, oder nur der der einen, vorzugsweise angesprochenen Membran sein; sind beide Membranen gleich gespannt, so soll der Ton der Zunge etwa einen halben Ton tiefer liegen, als der der einzelnen Membranen (Rinne).

Schildplatte gegen die Verticale vergrössert oder verkleinert, ihr oberer Theil also, an dem die Stimmbänder befestigt sind, nach vorn oder hinten bewegt. Die Giessbeckenknorpel drehen sich hauptsächlich um ihre (verticalen) Längsaxen, so dass sie, da sie dreiseitige Pyramiden bilden, mit ihren Kanten verschiedene Stellungen gegeneinander einnehmen und dadurch die Gestalt der Spalte verändern. Auf Länge und Spannung der Stimmbänder muss, wie sich hieraus ergiebt, hauptsächlich der Schildknorpel durch seine Stellung Einfluss haben. Sehr passend ist deshalb vorgeschlagen worden, den Ringknorpel „Grundknorpel", den Schildknorpel „Spannknorpel" und die Giessbeckenknorpel „Stellknorpel" zu benennen (Ludwig).

Folgende Muskeln können nun Lageveränderungen der Kehlkopfknorpel bewirken, welche auf die Stimmbänder Einfluss haben: 1. Die Cricothyreoïdei ziehen den Spannknorpel vorn gegen den Grundknorpel, drehen also ersteren nach vorn und unten um seine Axe; sie ziehen demnach (s. oben) den oberen Theil des Knorpels nach vorn und spannen dadurch die Stimmbänder, wenn die Stellknorpel feststehen. 2. Die Thyreoarytaenoïdei, welche grossentheils in den Stimmbändern selbst verlaufen, drehen den Spannknorpel nach oben und hinten, gegen den Stellknorpel, spannen daher die Stimmbänder ab; ein Theil ihrer Fasern entspringt von Puncten der Stimmbänder selbst, muss daher bei seiner Contraction dem Stimmbande ungleiche Spannung geben (den gespannten Theil verkürzen), indem er nur den Theil abspannt, in welchem er selbst verläuft, den Rest aber anspannt. Da ferner ein Theil der Fasern um die äussere Kante der Stellknorpel herumgreift, muss er diese zugleich so drehen, dass sie mit ihren vorderen inneren Kanten (Proc. vocales) zusammenstossen, mit ihren hinteren inneren aber auseinanderweichen. Hierdurch wird die Glottis vocalis zu einer schmalen Spalte verengt, die Glottis respiratoria aber zu einem dreieckigen Raum erweitert. 3. Die Cricoarytaenoïdei postici ziehen die äussere Kante der Stellknorpel, an deren unteres Ende (Proc. muscularis) sie angreifen, nach hinten und unten, so dass die vorderen inneren (Proc. vocal.) nach aussen gedreht werden und zugleich etwas nach oben weichen, während die hinteren zusammenstossen. Hierdurch werden sowohl die Stimm- als die Athemritze zu dreieckigen Räumen erweitert, so dass beide zusammen eine weite, rautenförmige Oeffnung bilden. 4. Die Cricoarytaenoïdei laterales ziehen die Proc. musculares der Stellknorpel

nach unten, vorn und aussen; hierdurch werden die Spitzen der beiden Pyramiden etwas von einander entfernt, und zugleich diese so gedreht, dass sie eine ähnliche Stellung wie bei Contraction der Thyreoarytaenoïdei einnehmen; nur berühren sich die Proc. vocales nicht so dicht. 5. Die Arytaenoïdei proprii (Interarytaenoïdei, transversus und obliqui) nähern die Spitzen der Pyramiden einander und ziehen zugleich deren hintere Kanten zusammen. Wirken sie daher mit den Thyreoarytaenoïdei zusammen, so ist sowohl die Glottis respiratoria, als auch die Glottis vocalis geschlossen, das Athmen also unterbrochen, z. B. vor dem Husten (p. 75).

Die Ventriculi Morgagni geben den Stimmbändern freien Raum zum Schwingen, namentlich wenn sie durch starkes Anblasen in die Höhe gewölbt sind. Die oberen Stimmbänder haben wie es scheint gar keine Bedeutung für die Stimme; zwar ist beobachtet worden, dass eine Verengerung des Ansatzrohres über der Zunge den Ton erhöhen kann (J. Müller); aber der ausgeschnittene Kehlkopf giebt dieselben Töne, mögen die oberen Stimmbänder vorhanden oder entfernt sein. — Bei den Vögeln dienen die Stimmbänder überhaupt nicht zur Tongebung, sondern der „untere Kehlkopf," ein eigenthümliches, meist an der Theilungsstelle der Luftröhre angebrachtes Organ.

Töne des Stimmorgans.

Die allgemeinen Bedingungen der Tonerzeugung und des Tonwechsels im Kehlkopfe sind aus dem, was oben über Zungen und Zungenpfeifen gesagt worden, leicht ersichtlich. Zur Hervorbringung eines Tones überhaupt ist danach eine gewisse Spannung der Stimmbänder und eine gewisse Stärke des anblasenden Luftstroms erforderlich; letztere erfordert wiederum eine gewisse Enge der Stimmritze, wie sie durch Contraction der Cricoarytaenoïdei laterales oder der Thyreoarytaenoïdei bewirkt wird; bei Contraction der Cricoarytaenoïdei postici ist daher keine Stimmgebung möglich. — Die Höhe des Tones hängt ferner nach dem oben Erörterten ab von der Länge und der Spannung der Stimmbänder und von der Stärke des Anblasens; sie ist dagegen unabhängig von der Gestalt der Stimmritze; nur muss diese zur Ermöglichung stärkeren Anblasens stärker verengt werden; sie ist ferner unabhängig (beim Kehlkopf, p. 222) von der Gestalt und Länge des Wind- und Ansatzrohres. Hieraus ergiebt sich, dass die Tonhöhe wächst: 1. mit zunehmender Spannung der Stimmbänder, und zwar wird diese erhöht: a. durch Contraction der Cricothyreoïdei (von aussen fühlbar), welche die Stimmbänder anspannt; b. durch abnehmende Contraction der Thyreoarytaenoïdei im Ganzen, deren Con-

traction die Stimmbänder abspannt; c. durch stärkeres Anblasen (p. 221); dieser Einfluss wird hauptsächlich bei den höchsten Tönen benutzt, welche daher nur forte angegeben werden können. Um das stärkste Anblasen zu ermöglichen, muss die Stimmritze möglichst eng sein und auch die Athemritze möglichst verengt werden (durch die Arytaenoïdei proprii). Umgekehrt ist bei jeder starken Anspannung der Stimmbänder zum Ansprechen ein stärkeres Anblasen erforderlich; der Luftdruck in der Trachea, den man bei Trachealfisteln manometrisch bestimmen kann, nimmt daher mit der Tonhöhe zu (Cagniard-Latour). — 2. mit abnehmender Länge der schwingenden Theile der Stimmbänder; — verkürzt aber werden dieselben bei gleicher Spannung: a. durch gewisse partielle Contractionen der Thyreoarytaenoïdei (p. 223); b. durch innige Aneinanderlagerung der Processus vocales der Stellkorpel, wodurch die Theile der Stimmbänder, in welchen der Knorpel liegt, der Schwingung entzogen werden; c. Kehlköpfe von kleineren Dimensionen, namentlich die der Kinder und Frauen geben wegen Kürze der Stimmbänder im Ganzen höhere Töne. Alle diese Schlüsse hat die Beobachtung bestätigt, und ausserdem gelehrt (Garcia), dass mit zunehmender Tonhöhe sich die oberen Stimmbänder mehr und mehr verengen (aber nie bis zum völligen Verschluss), und der Kehldeckel sich mehr und mehr über den Kehlkopfeingang hinüberlegt. Mit den höheren Tönen steigt ferner der Kehlkopf in die Höhe, theils durch Contraction der kehlkopfhebenden Muskeln, theils vielleicht durch die Dehnbarkeit der Trachea bei zunehmender Spannung der eingeschlossenen Luft. — Trotz der scheinbar einfachen Verhältnisse muss der wirkliche Vorgang bei der Tongebung äusserst complicirt sein. So müsste z. B. bei einer gewissen Einstellung der Stimmbänder stärkeres Anblasen den Ton nicht bloss verstärken, sondern auch erhöhen; da wir nun aber denselben Ton mit wechselnder Stärke (piano und forte) anhalten können, so muss eine fortwährende Compensation der Muskelkräfte stattfinden.

Zur Beobachtung der Stimmbildung im Kehlkopf giebt es folgende Methoden: 1. Palpation und Auscultation des Kehlkopfs von aussen. 2. Besichtigung des Kehlkopfinneren mittels des Kehlkopfspiegels (Garcia, Czermak, Türck). Derselbe besteht in einem kleinen, erwärmt (zur Verhütung des Beschlagens) in den Mund einzuführenden Spiegel, der mittels eines Griffes über dem Kehlkopfeingang vor dem zurückgedrückten Gaumensegel unter einer Neigung von 45° festgehalten wird. Concentrirtes Licht wird durch einen vor dem Munde befindlichen, mit einer Oeffnung versehenen Spiegel, hinter dem das Auge des Beobachters sich befindet, auf jenen geworfen; der Mund wird weit geöffnet, die Zunge aus

dem Munde hervorgestreckt; man sieht das Innere des Kehlkopfes stark beleuchtet. 3. Beobachtung des künstlich von oben her geöffneten Kehlkopfs lebender Thiere. 4. Versuche mit ausgeschnittenen Kehlköpfen menschlicher Leichen (J. MÜLLER). Die Muskelwirkungen werden dadurch nachgeahmt, dass man an den Ansatzpuncten Fäden befestigt, diese in gehöriger Richtung über Rollen führt, und mit Gewichten beschwert. Kehlkopf und Rollen werden an demselben Stative befestigt. Das Anblasen geschieht durch ein in die Trachea gebundenes Rohr, mit dem Munde oder durch ein Blasewerk; zur Messung des Drucks bringt man seitlich an dem Rohre ein Manometer an. Um den Einfluss des Ansatzrohres zu studiren, lässt man den Kehlkopf oben mit den Kopftheilen in Verbindung. Die Versuche mit todten Kehlköpfen zeigen mannigfache, zum Theil noch unerklärte Abweichungen von dem Verhalten des lebenden, welche auf die Mangelhaftigkeit der Kenntnisse über den letzteren hindeuten. 5. Versuche mit künstlich nachgebildeten Kehlköpfen (J. MÜLLER); im weitesten Sinne gehören hierher die Versuche mit Zungenpfeifen überhaupt.

Eine weitere Erhöhung der Töne, als sie durch die gewöhnliche Art des Stimmgebens erreicht werden, wird durch die sog. „Fistelstimme" ermöglicht; es ist dies ein anderes „Register", eine andere Art der Stimmerzeugung, welche namentlich für höhere Tonlagen geeignet ist, deren Unterschiede von der gewöhnlichen aber noch nicht sicher festgestellt sind. Auch die Klangfarbe (p. 220) der Fistelstimme ist von der der gewöhnlichen Stimme wesentlich verschieden. Beobachtet ist, dass die Stimmritze bei ihr weiter ist, als bei der gewöhnlichen, (ebenso die Entfernung der oberen Stimmbänder); behauptet wird ferner, dass die Stimmbänder bei ihr in geringerer Breite, nur an den Rändern schwingen (J. MÜLLER, LEHFELDT), von Anderen aber im Gegentheil, dass sie in grösserer Breite als gewöhnlich schwingen (GARCIA); wahrscheinlich ist endlich, dass die Stimmbänder sehr stark gespannt sind, wofür das Gefühl der Anstrengung im Kehlkopfe spricht. Wegen der grösseren Weite der Stimmritze muss die Luft bei der Fistelstimme schneller entweichen; ein Fistelton kann daher nicht so lange angehalten werden, wie ein gewöhnlicher. Ein auf demselben Umstande beruhender Unterschied beider Stimmregister liegt in der Resonanz des Wind- und Ansatzrohres; hierüber s. unten.

Die beiden entgegenstehenden Behauptungen in Betreff der Schwingungsbreite fussen auf verschiedenen Beobachtungsmethoden; die erstgenannte auf Versuchen am ausgeschnittenen Kehlkopf, die zweite auf Beobachtung des lebenden mittels des Kehlkopfspiegels. Jedenfalls ist die physicalische Erklärung des Fistelregisters noch nicht gegeben.

Die Form und Länge des Ansatz- und Windrohrs ist, wie bereits mehrfach erwähnt, beim Kehlkopf ohne Bedeutung für die

Höhe des Tones; dagegen wirkt das Rohr verstärkend durch Resonanz, und verändernd dadurch dass in demselben Nebentöne entstehen, welche gewisse Partialtöne des Stimmklanges verstärken und dadurch das Timbre desselben (p. 220) ändern; die Stimme der einzelnen Individuen unterscheidet sich dadurch wesentlich. Durch Veränderungen in der Form des Ansatzrohrs können in diesem noch besondere Nebentöne und Geräusche willkürlich erzeugt werden, welche für die Sprache (s. unten) wesentlich sind. Andre unwesentliche oder störende Geräusche entstehen durch Anhäufung von Schleim etc. in verschiedenen Theilen des Rohres (oder an den Stimmbändern selbst). — Die Resonanz ist bei den gewöhnlichen Tönen im Windrohr am stärksten, weil dieses die durch die Enge der Stimmritze comprimirte Luft enthält; Luftröhre und Brustwandungen resoniren daher hier bedeutend und gerathen in zitternde Bewegung (Fremitus pectoralis); man nennt danach die gewöhnliche, volle und kräftige Stimme die Bruststimme. Bei den Fisteltönen findet wegen der Weite der Stimme keine Resonanz der Brust statt, sondern es überwiegt hier die Resonanz des Ansatzrohrs, der Mund- und Nasenhöhle, u. s. w.; die Fistelstimme heisst daher auch Kopfstimme.

Der Umfang der Bruststimme beträgt bei vollkommener Ausbildung des Stimmorgans zwei bis zwei und eine halbe Octaven. Jedoch sind die Grenzen verschieden je nach der Grösse des Kehlkopfs. Den am tiefsten liegenden Stimmumfang haben die Männer: der Bass gewöhnlich von E (80 Schw. in der Sec.) bis f^{I} (342), der Tenor von c (128) bis c^{II} (512); den am höchsten liegenden die Kinder und Frauen: der Alt von f (171) bis f^{II} (684), der Sopran von c^{I} (256) bis c^{III} (1024). Der Gesammtumfang der menschlichen Bruststimme beträgt also (E 80 — c^{III} 1024) beinahe 4 Octaven. Die Strecke c^{I} (256) bis f^{I} (342) ist allen Stimmen gemeinsam, klingt jedoch wegen des eigenthümlichen Timbres der Kehlköpfe verschieden, je nachdem sie von einem Bassisten, einem Altisten, u. s. w. angegeben wird. In vielen Fällen werden die hier angegebenen Grenzen überschritten.

Die Ausbildung des Kehlkopfes steht in einer gewissen Beziehung zur geschlechtlichen Entwickelung. Mit dem Eintritt der Pubertät nehmen seine Dimensionen plötzlich zu und die Alt- oder Sopran- (Discant-) stimme des Knaben wandelt sich in eine Bass- oder Tenorstimme um („Stimmwechsel"). Bei Castraten, Hypospaden, u. s. w. bleibt die Stimme abnorm hoch, ja selbst höher als die Sopranstimme der Frauen.

II. Sprache.

Die Sprache wird zusammengesetzt durch gewisse Töne und Geräusche, welche die exspirirte Luft in den Hohlräumen oberhalb des Kehlkopfes hervorbringt, und diese werden entweder für sich zur Sprache benutzt, — Flüstersprache, — oder in Verbindung mit den Klängen der Stimme, — laute Sprache.

Die Elemente, aus deren zeitlicher Aufeinanderfolge die Sprache gebildet wird, heissen Laute, und werden eingetheilt in Selbstlaute (Vocale) und Mitlaute (Consonanten). Diese Benennungen sind unpassend, weil auch die „Mitlaute" für sich allein und ohne Stimme angegeben werden können (wenn auch einige derselben dadurch etwas von ihrer Eigenthümlichkeit einbüssen, s. unten). Der wahre Unterschied besteht darin, dass die Consonanten wahre undefinirbare Geräusche sind, während die Vocale den Character von Klängen (p. 219 f.) haben; letztere sind nämlich bei der Flüstersprache Geräusche mit einem überwiegenden, der Höhe nach bestimmbaren Ton, welche in der Mundhöhle producirt werden, — bei der lauten Sprache aber gewisse Modificationen des Stimmklanges, welche dadurch hervorgebracht werden, dass die Nebentöne der Mundhöhle einzelne Partialtöne des ersteren verstärken.

Vocale.

1. In der Flüstersprache entstehen die Vocale dadurch, dass die in verschiedene Gestalten gebrachte Mundhöhle durch den Exspirationsluftstrom angeblasen wird. Dadurch entstehen Geräusche, in denen man aber bei einiger Aufmerksamkeit, namentlich bei Vergleichung mehrerer Vocale, bestimmte Tonhöhen unterscheidet, die bei verschiedenen Personen (Alter, Geschlecht) für denselben Vocal auffallend übereinstimmen, und am Clavier bestimmt werden können (DONDERS, WILLIS). Es sind dies die Eigentöne der angeblasenen Mundhöhle. Noch besser kann man durch Mittönen (p. 220) diese Töne finden, indem man angeschlagene Stimmgabeln vor die für den Vocal eingestellte Mundhöhle bringt; trifft man grade die Stimmgabel, deren Grundton mit dem Ton der Mundhöhle übereinstimmt, so wird die Stimmgabel sofort durch die resonatorische Verstärkung hörbar (HELMHOLTZ). Die Gestalt der Mundhöhle (vgl. unten) ist bei U und O die einer runden Flasche mit kurzem Hals, bei A ein vorn weiter Trichter, bei E und I eine runde Flasche mit langem engem Hals, u. s. w. Ent-

sprechend den Eigentönen solcher Flaschen sind nun die Töne der Mundhöhle für U: f, für O: b^{I}, für A: b^{II}; für Ä, E, I giebt es zwei Eigentöne (einer für den Bauch, einer für den Hals): für Ä: g^{II} und d^{III}, für E: f^{I} und b^{III}, für I: f (?) und d^{IV}; ferner für Ö: f^{I} und g^{III} bis as^{III}, für Ü: f und g^{III}—as^{III} (Helmholtz). Geringe Modificationen der Aussprache, namentlich die fremdländischen (Oa, u. s. w.) verändern den Ton bedeutend. Die Constanz des Eigentones für denselben Vocal bei verschieden grossen Mundhöhlen ist durch die proportionale Veränderung der Mundöffnung zu erklären.

Die verschiedenen Formationen der Mundhöhle kommen folgendermaassen zu Stande: Zunächst muss bei allen Vocalen der Zugang des Luftstroms zu den Choanen durch Hebung des Gaumensegels abgesperrt werden, wenn die Mundhöhle allein angeblasen werden soll. Unterbleibt dies, so erhalten beim lauten Sprechen (s. unten) die Vocale den „nasalen" Character. Die Hebung des Segels ist am wenigsten vollständig bei A, dann folgen E, O, U, I. Die verschiedenen Flaschenformen (s. oben) entstehen folgendermaassen: bei A ist die Mundhöhle durch Niederlegung der Zunge auf den Boden am weitesten, der Mund weit geöffnet (Trichterform); bei O und U entsteht die kuglige Flasche durch Hebung der Zungenwurzel und Verengerung des Mundes zu einer runden Oeffnung (bei U am engsten); bei A, E, I entsteht der lange Flaschenhals durch Näherung der Zunge an den harten Gaumen, u. s. w. Bei allen Vocalen ausser U rückt der Kehlkopf etwas nach oben, am wenigsten bei O, dann folgt A, E, I.

2. Die lauten Vocale entstehen dadurch dass der Eigenton der Mundhöhle den entsprechenden Partialton des Stimmklanges verstärkt (Helmholtz). Hieraus folgt, dass die Vocale am meisten characteristisch auf die Noten gesungen werden können, die einen mit dem Eigentone der Mundhöhle übereinstimmenden harmonischen Oberton haben; ferner dass die einzelnen Vocalklänge sich nicht durch die Ordnungszahlen der verstärkten Partialtöne, sondern durch die absolute Höhe derselben unterscheiden.

Die Analyse der Vocalklänge kann leicht mittels der p. 220 erwähnten Resonatoren geschehen. — Um den Vocalklang synthetisch zu reproduciren, braucht man nur den Dämpfer eines Claviers aufzuheben und den Vocal kräftig und rein auf eine Claviernote gegen die Saiten zu singen. Es tönen dann (vgl. p. 220) alle Saiten mit, deren Töne als Partialtöne in dem Vocalklange enthalten sind, und in dem entsprechenden Intensitätsverhältnisse; man hört daher den gesungenen Vocal nicht bloss als Ton, sondern als Vocal aus dem Clavier resoniren (Helmholtz). — Instructiver ist die directe Synthese aus einfachen Tönen: Eine

Anzahl Stimmgabeln, welche harmonischen Obertönen eines Grundtons entsprechen (z. B.: B, b, f^{I}, b^{I}, d^{II}, f^{II}, as^{II}, b^{II}, d^{III}, as^{III}, f^{III}, b^{III}) wird durch Electromagneten in Schwingungen versetzt (die Oeffnungen und Schliessungen des Stromes geschehen durch eine besondere Stimmgabel, welche durch eine Vorrichtung nach dem Princip des NEEF'schen Hammers in Schwingung erhalten wird). Die Klänge der Stimmgabeln sind durch ihre Aufstellung (auf Gummi) unhörbar; vor jeder aber steht eine auf ihren Grundton abgestimmte Resonanzröhre; wird diese geöffnet, so macht sie den Grundton der Stimmgabel, also einen einfachen Ton, hörbar. Man kann nun beliebig die einzelnen Töne stark oder schwach, durch ergiebigeres oder geringeres Oeffnen der Resonanzröhren (mittels einer Claviatur), ertönen lassen und combiniren. So lassen sich nicht nur die Vocale, sondern auch die characteristischen Klänge der verschiedenen Instrumente, etc. synthetisch darstellen (HELMHOLTZ).

Die Diphthongen entstehen während des Ueberganges aus der Mundstellung für den einen Vocal in die für den zweiten, und bestehen aus zwei schnell auf einander folgenden Klängen.

Consonanten.

Die als Consonanten bezeichneten Geräusche entstehen sämmtlich dadurch, dass die durchstreichende Exspirationsluft gewisse leicht bewegliche Theile im Rachen- und Mundcanal in nichttönende Schwingungen versetzt; sie sind daher von der Stimmbildung im Kehlkopf, mit wenigen Ausnahmen, völlig unabhängig. Besonders drei verengbare Stellen, sog. „Thore," des Canals sind dazu geeignet: 1. das Lippenthor, gebildet entweder durch beide Lippen oder durch Unterlippe und obere Schneidezahnreihe, auch wohl durch Oberlippe und untere Schneidezahnreihe; 2. das Zungenthor, gebildet durch Zungenspitze und vorderen Theil des harten Gaumens oder Rückseite der oberen Schneidezähne; 3. das Gaumenthor, gebildet durch Zungenwurzel und weichen Gaumen. An jedem dieser Thore kann eine Reihe von Geräuschen gebildet werden, wodurch drei Reihen von Consonanten entstehen: Lippen-, Zungen- und Gaumenbuchstaben. Die Geräusche, welche an jedem Thore gebildet werden können, sind: a. plötzliche Sprengung des bisher verschlossenen oder plötzliche Schliessung des bisher offenen Thors („Explosivae"); b. dieselbe mehr allmählich; c. Durchströmen der Luft durch das verengte Thor; d. dasselbe unter Mittönen der Stimme; e. Verschluss des Thors und Tönen der Stimme, während die Luft durch die Nasenhöhle ausströmt; f. intermittirende Oeffnung und Schliessung des Thores. Auf diese Weise entstehen folgende Consonanten:

Art der Bildung.	1. Lippenbuchstaben.	2. Zungenbuchstaben.	3. Gaumenbuchstaben.
a.	P	T	K
b.	B	D	G
c.	F, V	scharfes S	Ch
d.	W	weiches S und L	J
e.	M	N	nasales N wie in „gant“
f.	Lippen-R	Zungen-R	Rachen-R

Zu dieser Tabelle ist Folgendes zu bemerken: Die Reihe b. (B, D, G) unterscheidet sich von a. (P, T, K) nicht bloss durch die allmählichere Oeffnung oder Schliessung, sondern auch dadurch, dass bei jenen eben wegen des allmählicheren Vorgangs die Stimme mittönen kann; wenn man sie nicht mittönen lässt, z. B. in der Flüstersprache, so sind sie von den Explosivis kaum zu unterscheiden. — ad c. 3. Die beiden Ch in „ich“ und „ach“ unterscheiden sich dadurch, dass bei ersterem die Verengerung etwas weiter nach vorn, am harten Gaumen liegt. — Die Reihe d. (W, weiches S, L, J) kann nur unter Mittönen der Stimme angegeben werden; versucht man W zu flüstern, so wird ein V oder ein U daraus. Weiches S und L unterscheiden sich dadurch, dass bei jenem die Verengerung weiter nach vorn liegt, und bei L ausserdem zu beiden Seiten zwischen Zungenrändern und Gaumen eine Spalte bleibt. — ad d. 3. Bei J liegt die Verengerung an derselben Stelle wie bei Ch in „ich“. — ad f. Das Lippen-R wird in europäischen Sprachen nicht verwendet. Zwischen Zungen- und Rachen-R entscheidet Sprache, Dialect, oder individuelle Gewohnheit.

Das Sch entsteht durch zwei auf einander folgende Verengerungen, nämlich beide Zahnreihen, und Zungenspitze mit Gaumen; das Th der Engländer entsteht durch eine Verengerung gebildet durch Einschieben der Zunge zwischen beide Zahnreihen: das harte Th in „thing“ gehört wie Sch in die Reihe c., das weiche in „the“ dagegen kann nur unter Mittönen der Stimme entstehen, gehört daher in die Reihe d. — H ist ein im Kehlkopf selbst entstehendes Geräusch, hervorgebracht durch schnelles Durchstreichen der Luft durch die weit geöffnete Stimmritze.

Zusammengesetzte Consonanten entstehen namentlich dadurch dass nach plötzlicher Oeffnung eines verschlossenen Thores (P, T,

In der Einleitung ist bereits (p. 5 ff.) in groben Zügen die Einrichtung des Auslösungsapparates (Nervensystems) und seine Beziehungen, einerseits zur Aussenwelt, andererseits zu den „Arbeitsorganen“ (p. 6), angedeutet worden. Aus jener Darstellung ergiebt sich sofort, dass man im Nervensystem folgende fünf Gruppen von Organen zu unterscheiden hat:

1. Organe, vermittels welcher in den Arbeitsorganen Leistungen ausgelöst werden: — die Nervenendorgane in Parenchymen, Drüsen und Muskeln;

2. Organe, welche den Auslösungsvorgang (Auslösungskette) von nervösen Centralorganen aus auf die ad 1. genannten Organe fortpflanzen: — centrifugale Leitungsorgane;

3. nervöse Centralorgane, deren Bedeutung p. 7 angedeutet ist;

4. Organe, welche Auslösungsvorgänge, die von der Aussenwelt herrühren (s. 5.), auf Centralorgane fortpflanzen: — centripetale Leitungsorgane;

5. Organe, in welchen eine Bewegung der Aussenwelt auf die ad 4. genanten Organe auslösend wirkt: — Sinnesorgane.

Indess geschieht die physiologische Darstellung des Nervensystems nicht in diesen fünf Abtheilungen. Die centrifugalen und die centripetalen Leitungsorgane unterscheiden sich nämlich in ihren Eigenschaften durchaus nicht von einander; nur die Organe, mit welchen sie peripherisch zusammenhängen, sind verschieden (s. oben 1. und 5.); man hat also zu unterscheiden: Leitungsorgane, Centralorgane, Sinnesorgane und Endapparate in Arbeitsorganen; die beiden letzteren kann man auch als peripherische Endorgane der Leitungsapparate zusammenfassen, wie es hier im Cap. XII. geschieht.

ELFTES CAPITEL.

Die Leitungsorgane (Nerven).

A. ALLGEMEINES.

Die Elemente der Nerven sind dünne langgestreckte Fasern, welche der Länge nach ähnlich den Muskelfasern durch Bindegewebe aneinandergeheftet und in einer festen fibrösen Hülle (Perineurium) zu einem runden oder platten Strange (Nerv) vereinigt sind. Jede Nervenfaser ist eine von wahrscheinlich flüssigem Inhalt erfüllte Röhre; die dünne Scheide (Neurilem) ist wie das Sarcolem eine elastische, gekernte Membran. Der Inhalt, im frischen Zustande wie es scheint homogen, zerfällt durch die meisten Einflüsse nach dem Tode in einen festen centralen Strang (Axencylinder) und eine diesen umgebende fettreiche, krümlige Masse (Nervenmark, Markscheide). Eine gewisse Art von meist dünneren Nervenfasern entbehrt der Markabscheidung, besteht daher nur aus Axencylinder und Neurilem (marklose Fasern); eine dritte Art zeigt die Eigenthümlichkeit, dass der Axencylinder in gewissen Abständen varicös geschwollen ist und keine Hülle erkennen lässt (graue, varicöse, REMAK'sche Fasern). Ueber das Vorkommen der verschiedenen Fasergattungen s. Cap. XIII.

Ruhender Nerv.

Die chemischen Bestandtheile des Nerveninhalts sind fast gänzlich unbekannt. Ausser Wasser und Salzen sind nachgewiesen: verschiedene nicht rein dargestellte Fette (zum Theil phos-

phorhaltig, p. 34) und Eiweisskörper. — Die Reaction des frischen ruhenden Nerven ist neutral (FUNKE).

Die mechanischen Eigenschaften der Nerven sind von keinem Interesse. Schlaff daliegende Nerven haben die Neigung in der Querrichtung feine Falten zu bilden (FONTANA'sche Querstreifung).

Wie im Muskel, so findet auch im Nerven schon während der Ruhe ein gewisser Stoffwechsel statt, vermuthlich in Oxydationsprocessen bestehend, obwohl man bisher weder eine Sauerstoffaufnahme noch eine Kohlensäurebildung constatirt hat. Man darf auf solche Vorgänge schliessen: 1. daraus, dass der Nerv specifische, von den Blutbestandtheilen verschiedene Gewebsbestandtheile enthält, 2. daraus, dass im ruhenden Nerven Kräfte frei werden.

Der Nerv zeigt nämlich, ganz ähnlich dem Muskel, in der Ruhe einen „Nervenstrom“, für den genau dieselben Gesetze wie für jenen gelten. Es verhält sich demnach (vgl. p. 183 ff.) 1. jeder Punct des natürlichen (oder künstlichen) Längsschnitts positiv gegen jeden Punct des künstlichen Querschnitts (der natürliche Querschnitt des Nerven ist begreiflicherweise nicht zugänglich); 2. jeder dem Aequator näherliegende Punct des Längsschnitts positiv gegen die entfernter liegenden. (Die schwachen Ströme des Querschnitts sind, obwohl sie unzweifelhaft existiren, wegen der Kleinheit desselben noch nicht dargestellt.)

Die electromotorischen Eigenschaften des Nerven können demnach ebenfalls vollständig durch das p. 186 besprochene Schema repräsentirt werden.

Auch der Nerv kann aus der Ruhe in zwei andere Zustände übergehen, in den der Thätigkeit und den des Absterbens. Ob auch hier, wie beim Muskel, ein Zusammenhang der Zustände mit den Oxydationsprocessen und dem Sauerstoffverbrauch existirt (p. 188), ist noch zu entscheiden.

Absterben des Nerven.

Das Absterben des Nerven ist nicht wie beim Muskel durch einen Gerinnungsprocess markirt; es giebt sich nur zu erkennen durch das Aufhören des Nervenstromes, den Verlust der Erregbarkeit (s. unten), und das Auftreten saurer Reaction (FUNKE). Der abgestorbene Nerv geht wie der Muskel in Fäulniss über, wenn er nicht durch Vertrocknen davor geschützt wird.

Thätiger Zustand.

Der thätige Zustand des Nerven wird ganz wie der des Muskels hervorgerufen durch eine auslösende Kraft, einen Reiz; man

nennt auch hier die Eigenschaft des Nerven, durch Reize in den thätigen Zustand übergeführt zu werden, seine Erregbarkeit.

Die Erregbarkeitsverhältnisse und die Reize sind für den Nerven in vielen Puncten mit denen des Muskels übereinstimmend.

Erregbarkeit.

Die Erregbarkeit ist an die normale Zusammensetzung des Nerven gebunden. Da indess diese nur sehr oberflächlich bekannt ist, so muss man sich damit begnügen, die Einflüsse festzustellen, welche erfahrungsgemäss die Erregbarkeit erhöhen, erniedrigen oder vernichten; ein Verständniss fehlt bei den meisten. Folgende Thatsachen sind in dieser Beziehung bekannt: 1. Ist ein Nerv nicht mehr mit einem lebenden Centralorgan verbunden (z. B. von ihm durch Schnitt getrennt, oder letzteres abgestorben), so nimmt seine Erregbarkeit zuerst beträchtlich zu, sinkt dann aber bis zum Erlöschen; Anlegen eines Querschnitts beschleunigt den Ablauf dieses Vorgangs (ROSENTHAL); ferner verläuft derselbe schneller in den dem Centrum näheren, als in den entfernteren Nervenstrecken (RITTER-VALLI'sches Gesetz). In einem vom Centrum getrennten, aber im Körper verbleibenden Nerven erfolgen später chemische und morphologische Veränderungen, die sog. „fettige Degeneration". (Sind die beiden Schnittenden in Berührung, so wachsen sie, wofern die Erregbarkeit des peripherischen noch nicht erloschen ist, wieder zusammen). 2. Auch anhaltende Ruhe des Nerven vermindert und vernichtet die Erregbarkeit, und führt endlich zu fettiger Degeneration. (Durchschnittene sensible Nerven degeneriren daher sowohl im peripherischen als im centralen Stücke, — in jenem, weil es vom Centralorgan losgetrennt ist, im letzteren, weil es nicht mehr erregt wird). 3. Anhaltende Thätigkeit vermindert ebenfalls zeitweise die Erregbarkeit und kann sie selbst für immer vernichten (Ermüdung, Erschöpfung). Im ersteren Falle wird durch Ruhe („Erholung") der ursprüngliche Zustand wiederhergestellt. Die bei der Ermüdung stattfindenden Veränderungen im Nerven sind noch nicht bekannt. 4. Grobe mechanische Veränderungen des Nerven (Zerren, Quetschen), ebenso 5. gröbere Veränderungen der chemischen Zusammensetzung (Wasserverlust durch Austrocknen, Aetzen u. s. w.) vernichten die Erregbarkeit. 6. Die Einflüsse der Temperatur, bisher nur an Fröschen studirt, sind folgende: Temperaturen über 45° C. (durch eine Temp. v. 40 — 45° C. wird der Nerv erregt, s. unten) vernichten die Erregbarkeit, und zwar um so

schneller, je höher sie sind, — eine Temperatur von 70° augenblicklich; bis zu 50° ist durch Wiederabkühlung eine Wiederherstellung der Erregbarkeit möglich (ROSENTHAL). 7. Besonders wichtig scheint der Einfluss der Electricität. Leitet man durch eine beliebige Strecke eines Nerven einen constanten galvanischen Strom, so geräth der Nerv in seiner ganzen Länge in einen veränderten Zustand, in welchem sowohl seine electromotorischen Eigenschaften (DU BOIS-REYMOND), als auch seine Erregbarkeitsverhältnisse (ECKHARD, PFLÜGER) modificirt werden. Dieser Zustand heisst der „electrotonische“ oder „Electrotonus“ (DU BOIS-REYMOND); ferner nennt man den Zustand jenseits der positiven Electrode (Anode) „Anelectrotonus“, den jenseits der negativen (Cathode) „Catelectrotonus“ (PFLÜGER), den constanten Strom selbst nennt man den „polarisirenden“ oder „electrotonisirenden“. — Leitet man von zwei beliebigen Puncten des Nerven den Nervenstrom ab, während man durch eine andre Strecke einen constanten Strom sendet, so zeigt sich der Nervenstrom verstärkt („positive Phase“ des Electrotonus), wenn der polarisirende Strom ihm gleichgerichtet ist, geschwächt dagegen („negative Phase“), wenn er die entgegengesetzte Richtung hat. Der Einfluss des Electrotonus ist am stärksten in der Nähe der Pole. — Die Erregbarkeit ist bei mässiger Stärke des polarisirenden Stromes in der Strecke zwischen den Electroden („intrapolare Strecke“) bedeutend erhöht, ebenso in der catelectrotonisirten Strecke, erniedrigt dagegen in der anelectrotonisirten. Auch diese Veränderungen sind in der Nähe der Pole am stärksten. Mit zunehmender Stärke des polarisirenden Stromes nehmen sie zu bis zu einem gewissen Maximum, nehmen dann ab, verschwinden endlich und gehen bei den stärksten Strömen in die entgegengesetzten Veränderungen über. — Nach dem Aufhören des polarisirenden Stromes kehrt die Erregbarkeit nach einem Umschlag in die entgegengesetzte Modification (positive nach An-, negative nach Catelectrotonus) allmählich zur Norm zurück. (Vgl. auch unten b. d. Reizen.)

Die Erscheinungen des Electrotonus sind die Ursache, weshalb im Schema für die electromotorischen des Nerven und danach auch des Muskels für je ein peripolares Molecül zwei bipolare angenommen wurden (p. 186); denn nur mit Hülfe dieser Annahme lassen sich die oben erwähnten Erscheinungen erklären, und zwar folgendermaassen: In einem System polarisirter Molecüle bewirkt ein durchgeleiteter electrischer Strom eine solche Stellung, dass jedes Molecül seinen positiven Pol der negativen Electrode, seinen negativen der positiven Electrode zukehrt. Auch die nicht direct vom Strom durchflossenen, aber den durchflossenen

benachbarten Molecüle nehmen dieselbe (absolute) Stellung ein, weil jene wiederum auf diese eine gewisse Richtkraft ausüben, d. h. mit ihren positiven Polen die negativen anziehen und umgekehrt. Denkt man sich nun in dem Nervenschema, — Figur auf p. 186, Reihe 4 und 5, — die 4 mittleren Molekel jeder Reihe direct von einem polarisirenden Strom durchflossen, dessen positive Electrode rechts, dessen negative links steht, so werden offenbar das 5. und 7. Molecül jeder Reihe um 180° gedreht*), so dass die 4 Molecüle (5, 6, 7, 8) nicht mehr peripolar, sondern dipolar angeordnet sind (alle ihre weisse Seite nach links kehren). Dieselbe Anordnung tritt nun nach dem oben Gesagten auch jenseits der Electroden ein, d. h. es drehen auch die Molekeln 1, 3, 9, 11 ihre weisse Seite nach links, und zwar um so vollständiger je näher sie den Electroden liegen, also 3 und 9 vollständiger als 1 und 11. Hierdurch muss an allen Stellen des Nerven eine Veränderung der Spannungsverhältnisse zu Gunsten der Richtung des polarisirenden Stromes eintreten; der Nervenstrom muss also stärker werden, wo der polarisirende ihm gleichgerichtet, — schwächer, wo er entgegengesetzt gerichtet ist.

Reize.

Die Reize, welche den Nerven in Thätigkeit versetzen, sind folgende:

1. Electrische Stromesschwankungen. Ein völlig constanter, den Nerven durchfliessender Strom wirkt währenddessen (vorausgesetzt dass er nicht durch electrolytische Producte chemisch reizt) nicht wesentlich, wenn auch nachweisbar, erregend (Näheres hierüber s. unten). Dagegen bringt eine jede Veränderung der Stromstärke [genauer: der Stromdichte**)] im Nerven eine Erregung hervor, und zwar ist die Erregung um so stärker, je schneller (plötzlicher) die Veränderung der Stromdichte (die „Stromesschwankung") vor sich geht (du Bois-Reymond). Die am häufigsten angewandte Stromesschwankung ist die Schliessung oder Oeffnung eines Stromes, d. h. der Uebergang von der Stromstärke 0 zur vollen Stärke des Stromes, oder der umgekehrte Vorgang. Aber auch jede andere Stromesschwankung wirkt erregend, z. B. die plötzliche Verstärkung oder Schwächung eines bereits den Nerven durchfliessenden Stromes, oder eine blosse Veränderung der Stromdichte im Nerven, bei unveränderter Stromstärke.***)

---

*) Die Drehung um 180 Grad ist das Maximum; da verschieden starke polarisirende Ströme stärkeren oder schwächeren Electrotonus bewirken, so muss man annehmen, dass die Molecüle immer nur um kleinere Winkel gedreht werden.

**) Unter Stromdichte versteht man die Stromstärke, dividirt durch den Querschnitt des durchflossenen Körpers (hier des Nerven). Offenbar ist nur diese Grösse maassgebend, denn dieselbe Stromstärke muss in einem dünneren Nerven stärkeren Effect haben.

***) Letzteres erhält man z. B., wenn man bei geschlossenem Strome den Nerven plötzlich durch einen anderen darübergelegten feuchten Leiter verdickt. Der Strom, der sich bisher durch den Nerven allein ergoss, ergiesst sich jetzt durch beide Leiter zugleich, die Dichte im Nerven nimmt also plötzlich ab.

Denkt man sich die Zeit der Stromesschwankung in viele kleine Theile zerlegt und diese als Abscissen aufgetragen, als Ordinaten dagegen die einem jeden Zeittheilchen entsprechende Stromstärke, so erhält man eine Curve, welche den zeitlichen Verlauf der Stromesschwankung darstellt. Aus dem angegebenen „Gesetze der Nervenerregung durch den Strom" ergiebt sich nun, dass der erregende Werth der Stromesschwankung um so grösser ist, je steiler diese Curve an- oder absteigt. (Das genauere Gesetz dieser Abhängigkeit ist noch nicht bekannt). — Aus demselben Gesetz ergiebt sich leicht, dass man schon mit einer sehr geringen Stromstärke einen Nerven stark erregen kann, wenn man sie nur sehr schnell in den Nerven hereinbrechen oder aus ihm herausgehen lässt. Daher wirken die Entladungen der Reibungselectricität sehr stark erregend, weil sie zwar sehr schwache, aber äusserst schnell entstehende und wieder vergehende Ströme sind. Aus demselben Grunde wendet man die sehr schnell entstehenden und wieder vergehenden Inductionsströme gern zur Reizung an. — Andrerseits ist es klar, dass man einen sehr starken Strom durch den Nerven schliessen kann, ohne dass die Schliessung erregend wirkt, wenn man sie nur durch gewisse Kunstgriffe äusserst allmählich bewerkstelligt („Hineinschleichen in die Kette").

Die oben erwähnte Erregung durch constante Ströme zeigt sich bei Muskelnerven in einem Tetanus, bei Empfindungsnerven als Empfindung (Schmerz etc.), welche während der Dauer des Stromes anhalten. Die Erscheinungen sind bei aufsteigendem (s. unten) Strome stärker als bei absteigendem, ferner um so stärker, je stärker die Ströme, bis zu einer gewissen Grenze, über welche hinaus die electrotonischen Modificationen der Erregbarkeit (p. 238) den Erfolg wieder mindern.

Die Stromesschwankungen erregen am stärksten, wenn der Strom den Nerven der Länge nach durchfliesst, — gar nicht dagegen, wenn der Quere nach. Bildet der Strom einen Winkel mit der Nervenaxe, so erhält man mittlere Werthe, deren Gesetz noch noch nicht festgestellt ist.

Die positiven und negativen Stromesschwankungen (zunächst also Schliessungen und Oeffnungen) haben nicht denselben erregenden Werth; ihr relativer Werth ist nach der Richtung des ergenden Stromes verschieden. Das Gesetz für diese Abhängigkeit lautet: Eine gegebene Nervenstrecke wird erregt, wenn in ihr (durch den erregenden Strom) Catelectrotonus entsteht (resp. zunimmt), oder Anelectrotonus vergeht (resp. abnimmt) (Pflüger).

Die Erfahrungen, aus denen dies Gesetz abgeleitet wird, sind ziemlich complicirt. (Sie sind an motorischen Nerven gewonnen, daher heisst das Gesetz auch das „Zuckungs-Gesetz"). Durchfliesst nämlich der erregende Strom eine beliebige (mittlere) Nervenstrecke, so wird der ganze Nerv, abgesehen von der direct durchflossenen (intrapolaren) Strecke, in zwei Theile zerlegt, in denen entgegengesetzte Zustände herrschen, in dem einen An-, im andern Catelectrotonus. Das obige Gesetz sagt nun, dass bei der Schliessung des erregenden Stromes immer nur die catelectrotonisirte Strecke, bei der Oeffnung nur die anelectrotonisirte erregt wird. Hat der erregende Strom die aufsteigende Richtung (d. h. ist die positive Electrode dem Muskel zugekehrt), so wird offenbar bei der

Schliessung die obere Nervenstrecke, bei der Oeffnung aber die untere erregt; — bei absteigenden Strömen umgekehrt. Es frägt sich nun, welche Strecke, wenn sie erregt wird, den Muskel in Thätigkeit versetzt (eine Zuckung bewirkt). Dies ist aber nach der Stärke des erregenden Stromes verschieden. Bei starken Strömen verliert nämlich die intrapolare Strecke ihr Leitungsvermögen (s. unten); es können also nur die Erregungen der unteren, dem Muskel zunächst gelegenen Strecke zur Geltung kommen; bei starken Strömen muss demnach der absteigende Strom bei der Schliessung, der aufsteigende bei der Oeffnung Zuckung bewirken. Bei mittelstarken Strömen kommen beide Strecken zur Geltung, weil die Leitung zwischen den Electroden nicht unterbrochen wird; offenbar muss hier, wie der Strom auch gerichtet sei, sowohl Schliessung als Oeffnung Zuckung bewirken. Bei den schwächsten Strömen wird nur diejenige Strecke auf den Muskel wirken, deren Erregung den grösseren Effect hat: dies ist aber immer die entferntere (s. unten); es müsste also bei sehr schwacher Stromstärke die Schliessung des aufsteigenden und die Oeffnung des absteigenden Zuckung bewirken. Dies letztere Verhältniss kehrt sich aber dadurch um, dass das Entstehen des Catelectrotonus ein stärkerer Reiz ist als das Vergehen des Anelectrotonus, so dass bei den schwächsten absteigenden Strömen nicht Schliessungs-, sondern Oeffnungs-Zuckung eintritt. Hiernach gestaltet sich das Zuckungsgesetz folgendermaassen (Z = Zuckung, R = Ruhe, S = Schliessung, O = Oeffnung):

Stromstärke.	Aufsteigender Strom.		Absteigender Strom.	
Schwach	S — Z	O — R	S — Z	O — R
Mittelstark	S — Z	O — Z	S — Z	O — Z
Stark	S — R	O — Z	S — Z	O — R

An centripetalen Nerven untersucht man die Wirksamkeit der Reize bei Thieren, indem man sie durch Strychninvergiftung zu Reflexkrämpfen geneigt macht.

Ist der zur Reizung verwandte Strom sehr stark oder lange Zeit geschlossen gewesen, so tritt statt der Oeffnungszuckung ein Oeffnungstetanus (Ritter'scher Tetanus) ein, der sofort wieder verschwindet, sobald man in derselben Richtung wieder schliesst, dagegen verstärkt wird, wenn man in umgekehrter Richtung schliesst. Da dieser Tetanus von der starken Erregung durch das Verschwinden des Anelectrotonus herrührt, so hört er sofort auf, wenn man die anelectrotonisirte Nervenstrecke vom Muskel trennt. Dies kann natürlich nur beim absteigenden Strome geschehen und zwar durch einen Schnitt zwischen den Electroden, an der Grenze der Bereiche des positiven und negativen Pols („Indifferenzpunct", Pflüger). — Früher wurde jenes Verhalten als eine Modification der Erregbarkeit betrachtet, analog den p. 238 besprochenen, und so ausgedrückt, dass der constante Strom die Erregbarkeit des Nerven für die Oeffnung des gleichgerichteten und für die Schliessung des entgegengesetzt gerichteten erhöhe, für die entgegengesetzten Vorgänge aber herabsetze (Rosenthal). — Die geschilderten Vorgänge erklären sich aber einfach aus dem Pflüger'schen Erregungsgesetze, wie man leicht findet. Ist der Strom schwächer oder kürzere Zeit geschlossen gewesen, oder die Erregbarkeit durch Absterben des Nerven herab-

gesetzt, so tritt statt des Oeffnungstetanus eine etwas gedehnte Zuckung und endlich die gewöhnliche Oeffnungszuckung ein.

Die p. 192 erwähnte „Wiederherstellung der Erregbarkeit von Muskeln durch constante Ströme" gehört ebenfalls in diese Categorie von Erscheinungen, wobei man sich erinnern muss (p. 190), dass alle Gesetze der electrischen Nervenerregung auch für den Muskel gelten. Auch dort nämlich wird der Muskel nur erregbar für Oeffnung des gleich- und für Schliessung des entgegengesetzt gerichteten Stromes.

2. Chemische Reize. Im Allgemeinen wirken alle Einflüsse erregend auf den Nerven, welche seine chemische Zusammensetzung in gewissem Maasse und mit einer gewissen Geschwindigkeit verändern. Fast alle chemischen Nervenreize tödten zugleich den Nerven (vernichten seine Erregbarkeit, p. 237), einige, z. B. Ammoniak und Metallsalzlösungen, so schnell, dass gar keine Erregung vorhergeht. Da die Nervensubstanz nur langsam diffundiren lässt, namentlich von der Scheide aus, so müssen die chem. Nervenreize im Allgemeinen concentrirter sein, als die Muskelreize (p. 190). Demnach sind die hauptsächlichsten chemischen Nervenreize folgende (ECKHARD, KÜHNE): Concentrirte Lösungen von Mineralsäuren, Alkalien, Alkalisalzen, concentr. Milchsäure, concentr. Glycerin, u. s. w. Auch Wasserentziehung (Austrocknen) wirkt erregend.

3. Thermische Reize. Eine Temperatur von 40—45° C. wirkt auf (motorische Frosch-) Nerven erregend, ohne sie zu tödten. Höhere Temperaturen (vgl. p. 237) tödten ohne Erregung (ROSENTHAL).

4. Mechanische Reize. Jeder mechanische Eindruck, der die Form des Nerven an irgend einer Stelle mit einer gewissen Geschwindigkeit verändert (Stoss, Druck, Unterbindung, Schnitt, u. s. w.) wirkt während der Formveränderung selbst erregend. Ist die Form bleibend verändert, so ist gewöhnlich die Erregbarkeit und die Leitungsfähigkeit aufgehoben.

5. Die naturgemässen, von den Endorganen ausgehenden Reize, d. h. (s. die Einleitung zu diesem Abschnitt) in den Centralorganen die Vorgänge, welche man als Automatie, Wille und Reflex bezeichnet (s. Cap. XIII.), — in den Sinnesorganen die erregenden Eindrücke der Aussenwelt: Licht, Schall, Wärme, Stoss, u. s. w. (Cap. XII.)

Erscheinungen des thätigen Zustandes.

Ueber den thätigen Zustand des Nerven selbst ist erst sehr wenig ermittelt. Man kennt weder die Natur der Kräfte, welche

bei der Thätigkeit im Nerven frei werden, noch die chemischen Processe, die ihnen zu Grunde liegen. Ein ohne Weiteres sich aufdrängendes Kennzeichen, welches eine thätige Nervenstelle von einer ruhenden unterscheidet, etwa wie die Verkürzung beim Muskel, — fehlt ganz. Ein chemischer Unterschied zwischen ruhenden und thätig gewesenen Nerven ist bisher nur darin constatirt worden, dass letztere eine saure Reaction zeigen (FUNKE). Der Sauerstoffverbrauch ist für den thätigen Nerven ebensowenig ermittelt wie für den ruhenden. In Bezug auf den Kraftwechsel ist nur festgestellt, dass keine Wärmebildung eintritt (HELMHOLTZ), und dass die Bildung der Electricität wie im Muskel bei der Thätigkeit abnimmt; wie der Muskelstrom zeigt nämlich auch der Nervenstrom während der Thätigkeit eine negative Schwankung (DU BOIS-REYMOND), welche durch dieselben Mittel wie beim Muskel (p. 193) nachzuweisen ist.

Auch den Nerven muss man tetanisiren, um seine negative Stromesschwankung am Multiplicator nachzuweisen. Dagegen genügt für das physiologische Rheoscop auch hier eine einmalige Reizung; es zuckt dann der stromprüfende Froschschenkel, dessen Nerven man (wie p. 193 über den Muskel) auf den zu prüfenden Nerven gelegt hat. Diese Zuckung heisst die „secundäre Zuckung vom Nerven aus." — Insofern sie bei oberflächlicher Betrachtung den Anschein giebt, als sei die Erregung des ersten Nerven ohne Weiteres auf den zweiten fortgeleitet (s. unten) worden, — was unter keinen Umständen möglich ist, — hat sie auch den Namen der paradoxen Zuckung erhalten (namentl. für gewisse besonders täuschende Combinationen).

Fortpflanzung des thätigen Zustandes durch das Nervenrohr (Leitung).

Die Thätigkeit des Nerven, welche sich, wie erwähnt, im Nerven selbst nicht äusserlich kund giebt, führt dagegen zu Veränderungen in einem der beiden Endorgane desselben, im peripherischen oder im centralen. Unter normalen Verhältnissen wirkt stets der Reiz, der den Nerven in den thätigen Zustand versetzt, auf eines seiner beiden Endorgane, und jedesmal tritt darauf eine gewisse Veränderung, die wir kurzweg den „Erfolg" nennen wollen, in dem anderen Endorgane ein. Tritt in einem Nerven nach Erregung des peripherischen Endorgans der Erfolg im centralen ein, so nennt man den Vorgang einen centripetalen, im umgekehrten Falle einen centrifugalen. In jeder Nervenfaser kommt immer nur eine der beiden Richtungen zur Geltung, man unterscheidet daher centripetale und centrifugale Nervenfasern und Nerven. — Ausser diesen naturgemässen, auf eins der Endorgane wir-

kenden Reizen kann aber der Nerv auch an jedem Puncte seines Verlaufes durch künstliche Reizung (s. oben) erregt werden, auch dann tritt stets derselbe Erfolg ein und zwar im centralen Endorgan bei centripetalen, im peripherischen bei centrifugalen Nerven. Die einfachste Erklärung für dies Verhalten ist die, dass bei der normalen Erregung des Endorgans nicht auf einmal der ganze Nerv in den thätigen Zustand geräth, sondern dass der Thätigkeitsvorgang von einem Querschnitt des Nerven auf den nächsten übertragen und so durch die ganze Länge des Nerven fortgeleitet wird; — dass ferner jeder Reiz, der auf einen beliebigen Punct des Nerven wirkt, zunächst diesen in den thätigen Zustand versetzt und dadurch dieselbe Kette von Uebertragungen veranlasst, wie die natürliche Erregung des Endorgans. Diese Eigenschaft des Nerven, den thätigen Zustand von jedem Puncte auf den nächsten und so bis zum Endorgan zu übertragen, nennt man das Leitungsvermögen. Ein strenger Beweis für die Richtigkeit dieser Anschauung findet sich weiter unten.

Bedingung für die Leitung ist, dass zwischen dem erregten Puncte und dem Endorgan, in dem der Erfolg auftreten soll, der Nerv überall völlig intact ist. Jede Verletzung an irgend einer Stelle dieses Verlaufs durch Zerschneiden, Quetschen (Unterbinden), Brennen, chemisches Zerstören (Aetzen), unterbricht die Leitung. Auch die übrigen Einflüsse, welche die Erregbarkeit herabsetzen, beeinträchtigen zugleich das Leitungsvermögen, z. B. der Anelectrotonus (p. 238).

Um den Unterschied zwischen centripetal- und centrifugalleitenden Nerven zu erklären, nahm man früher an, dass jeder Nerv überhaupt nur in Einer Richtung zu leiten im Stande sei, und zwar erstere nur in der Richtung zum centralen, letztere nur zum peripherischen Ende. Indessen ist diese Annahme unnöthig, weil jeder Nerv nur an einem seiner beiden Enden mit Organen in Verbindung steht, in welchen ein Erfolg seiner Thätigkeit zu Tage treten kann. (Es giebt z. B. keinen Nerven, der an dem einen Ende mit empfindungsfähigen Ganglien, am andern mit einem Muskel in Verbindung stände.) Man braucht daher keinen specifischen Unterschied zwischen centripetalen und centrifugalen Nerven aufzustellen, sondern kann annehmen, dass jeder Nerv in beiden Richtungen leiten könne, dass aber nur eines seiner Endorgane die Nerventhätigkeit mit einem Erfolge beantworte. — Dass nun in der That ein „doppelsinniges Leitungsvermögen" existirt, wird

durch folgende Erfahrungen bewiesen: 1. Wird eine beliebige Stelle eines Nerven durch Reizung erregt, so treten die Veränderungen, welche die Nerventhätigkeit begleiten (besonders die negative Stromesschwankung, p. 243), nicht bloss an Einer, sondern zu beiden Seiten der gereizten Stelle ein (du Bois-Reymond). 2. Reizt man den einen Endzweig einer gespaltenen motorischen Nervenfaser, so geräth, wenn der gemeinsame Stamm unverletzt ist, auch der andere Endzweig in Thätigkeit; es muss also jener, seiner gewöhnlichen centrifugalen Leitungsrichtung entgegen, centripetal geleitet haben (Kühne). 3. Weder in anatomischer, noch in chemischer, noch in physiologischer Hinsicht ist bis jetzt ein Unterschied beider Nervengattungen nachgewiesen. 4. Der directeste Beweis für das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nerven wäre der Versuch, künstlich einen Nerven herzustellen, der am centralen Ende mit empfindenden Organen, am peripherischen mit Muskeln in Verbindung steht, an dem sich also die Leitungsfähigkeit in beiden Richtungen durch Erfolge kundgeben kann; die Methode besteht darin, das centrale Ende eines durchschnittenen sensiblen und das peripherische eines motorischen Nerven zusammenzuheilen (Bidder). Dieser Versuch, bisher stets misslungen, soll neuerdings mit dem peripherischen Hypoglossus- und centralen Lingualis-Ende im betr. Sinne geglückt sein (Philippeaux und Vulpian).

Als physiologischer Unterschied zwischen den beiden Nervengattungen wird angeführt, dass gewisse Gifte nur eine derselben afficiren; so lähmt z. B. das „Pfeilgift" (Wurali, Curare) nur die motorischen Nerven. Indessen ist nachgewiesen, dass die Wirkung von den peripherischen Endorganen ausgeht; sie beweist also Nichts für eine Eigenthümlichkeit der Nerven selbst.

Der durch den Reiz zunächst an der erregten Stelle hervorgebrachte thätige Zustand wird also durch die Leitung nach beiden Seiten, oder wenn die Erregung von einem Endorgan ausgeht, nur nach Einer Seite fortgepflanzt. Hierdurch gerathen alle Theile des Nerven successive in den Zustand der Thätigkeit. Der Thätigkeitsgrad ist nicht überall derselbe, sondern nimmt merkwürdigerweise mit der Entfernung von der zuerst erregten Stelle zu. Man hat nämlich gefunden (Pflüger), dass der Erfolg im Endorgan (z. B. im Muskel, bei Erregung eines motorischen Nerven) um so stärker sei, je weiter die gereizte Nervenstelle vom Endorgane entfernt ist. Man kann dies nicht anders erklären, als dadurch, dass der Thätigkeitszustand bei der Fortleitung sich nicht in derselben Grösse erhält, sondern „lavinenartig" anschwillt.

Diese Thatsache ist zugleich ein Beweis, dass die in der Einleitung angedeutete Anschauung vom Leitungsvorgange die richtige ist. Wäre die Leitung nur eine einfache Fortpflanzung einer Bewegung, ähnlich etwa der Fortpflanzung einer Welle auf einem Seile, so müsste offenbar der fortgeleitete Vorgang mit zunehmender Entfernung vom Ausgangspunct in seiner Intensität abnehmen (wegen der Widerstände) oder könnte sich höchstens im günstigsten Falle auf seiner Höhe erhalten. Die Zunahme aber erfordert eine andere Anschauung. Man denkt sich daher (PFLÜGER), dass jedes Nervenmolecül eine gewisse Summe von Spannkräften enthalte, von denen ein Theil bei der Thätigkeit frei werde; die freiwerdenden Kräfte eines Molecüls wirken aber wiederum auslösend auf die Spannkräfte der Nachbarmolecüle, so dass die Leitung in einer Kette von Auslösungsvorgängen bestehe; die lavinenartige Anschwellung erklärt sich ferner durch die Annahme, dass durch den Auslösungsvorgang jedesmal im folgenden Molecül grössere Kraftmengen freigemacht werden, als die auslösend auf dasselbe wirkenden (im vorhergehenden Molecül ausgelösten).

Geschwindigkeit der Leitung.

Die Uebertragungsvorgänge, welche der Leitung zu Grunde liegen, erfordern eine gewisse Zeit, so dass die Leitung mit einer bestimmten, nicht allzugrossen Geschwindigkeit geschieht. Diese beträgt (zunächst für motorische Froschnerven) 26—27 Meter in der Secunde (HELMHOLTZ). Sie wird durch mancherlei Einflüsse modificirt; so z. B. verringert durch Kälte (HELMHOLTZ), und ebenso durch den electrotonischen Zustand, gleichgültig von welcher Phase (v. BEZOLD). Wahrscheinlich ist es ferner, dass die Geschwindigkeit der Leitung nicht gleichmässig ist, sondern mit zunehmender Entfernung von der zuerst erregten Stelle abnimmt (H. MUNK).

Zur Ermittelung der Leitungsgeschwindigkeit im Nerven dienten dieselben beiden Methoden, wie zur Bestimmung des zeitlichen Verlaufs der Muskelzuckung (p. 196). Es wurde nämlich derselbe Nerv zweimal hintereinander an verschiedenen Puncten seines Verlaufs gereizt. Bei der Reizung der dem Muskel näheren Stelle war die Zeit der latenten Reizung (welche man sowohl nach der POUILLET'schen als auch nach der Myographion-Methode bestimmen kann) kürzer, es trat also die Zuckung früher ein, als bei Reizung der entfernteren. Der Unterschied in der Dauer der latenten Reizung beider Versuche, bezogen auf den gemessenen Abstand der beiden erregten Puncte, giebt offenbar die gesuchte Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Nerven.

Function und Eintheilung der Nervenfasern.

Trotzdem höchst wahrscheinlich sämmtliche Nervenfasern völlig gleichartig sind (p. 244), macht sich doch das Bedürfniss einer Eintheilung derselben geltend. Die gewöhnliche Eintheilung ist hergenommen von der zufälligen Function der Fasern, wie sie durch die Beschaffenheit ihrer beiden Endorgane gegeben ist; man bezeichnet die so bedingte Function eines Nerven als seine „specifische Energie.“ Hiernach theilt man die Nervenfasern (genauer: die „Systeme aus einer Nervenfaser und ihren beiden Endorganen“) ein in:

A. Centrifugalleitende Fasern (p. 243): 1. Motorische Fasern; ihr peripherisches Endorgan (Erfolgsorgan) ist eine Muskelfaser oder ein anderes der im vorigen Capitel genannten contractilen Elemente; 2. Secretorische Fasern; ihr peripherisches Endorgan ist ein Drüsenelement und ihre specifische Energie besteht darin, auf eine vom Centrum ausgehende oder reflectirte Erregung (s. Cap. XIII.) den Secretionsvorgang, vielleicht nur den Oxydationsvorgang (p. 86), in der Drüse direct (ohne vasomotorische Vermittlung) zu steigern; 3. Trophische Fasern, d. h. solche, die die Ernährungs- (Oxydations-) processe in den Parenchymen beherrschen, also sich zu den Parenchymsäften (p. 84) verhalten, wie die secretorischen zu den freien Secreten. Ihr Dasein ist, obwohl nicht unwahrscheinlich, doch bisher noch nicht erwiesen; fast alle Erscheinungen, die man bisher dafür angeführt hat, lassen sich auf Wirkungen motorischer (namentlich vasomotorischer), secretorischer oder selbst sensibler Fasern zurückführen (s. unten beim Trigeminus). Der einzige unzweifelhafte Nerveneinfluss auf die Ernährung ist der auf die des Nerven selbst; es ist nämlich schon früher angeführt worden (p. 237), dass durchschnittene Nerven in dem peripherischen Abschnitt fettig degeneriren.

Die secretorischen und die fraglichen trophischen Nerven haben zugleich (p. 86, 172) Einfluss auf die Wärmebildung und könnten deshalb ebensogut als thermische, wie die Muskelnerven als motorische, bezeichnet werden. Indess scheinen die nervösen Einflüsse auf die locale Temperatur hauptsächlich sich auf die Blutvertheilung zu beziehen (vasomotorische Nerven; vgl. p. 64, 175).

B. Centripetalleitende Fasern: 1. Sensible Fasern; ihr centrales Endorgane (Erfolgsorgan) ist ein Seelenorgan, der

Erfolg ihrer Erregung eine Seelenthätigkeit, nämlich Empfindung; das peripherische Endorgan ist ein Sinnesorgan (Cap. XII.); 2. Reflectorische oder excitomotorische Fasern; in ihrem centralen Endorgan wird die anlangende Erregung auf andre Fasern, und schliesslich auf centrifugale übertragen. — Die mit den sensiblen Fasern verbundenen Seelenorgane repräsentiren verschiedene Arten von Empfindungen, die einen Gesichtsempfindungen, andre Gehörsempfindungen, etc. Jede sensible Faser kann immer nur dasselbe Seelenorgan erregen, also immer nur dieselbe Empfindungsart hervorrufen, auf welche Weise sie selbst auch erregt sei; die „specifische Energie“ der Opticusfasern ist also Gesichtsempfindung, die der Acusticusfasern Schallempfindung, u. s. w. Die peripherischen Endorgane jeder sensiblen Faser (Sinnesorgane) sind ausser durch die allgemeinen Nervenreize noch durch einen besonderen erregbar, und werden für gewöhnlich durch diesen erregt; so die Opticusendorgane in der Retina durch Lichtwellen, die Endorgane des Acusticus durch Schallwellen, die des Olfactorius durch den Einfluss von „Riechstoffen“, etc. Da die Seele nun kein Mittel hat, den Ursprung der anlangenden Erregung zu erkennen, so nimmt sie für jede Empfindung den gewöhnlichen Ursprung an, d. h. 1. sie verlegt die Ursache jeder Empfindung in das peripherische Endorgan der sensiblen Faser, auch wenn die Erregung ungewöhnlicherweise nicht dieses, sondern den Stamm des Nerven getroffen hat; Amputirte verlegen die Empfindungen, welche durch irgendwelche Reizung des Nervenstumpfes bedingt sind, in das amputirte Glied (excentrische Verlegung der Empfindungen); 2. sie nimmt als Ursache den specifischen Vorgang an, welcher gewöhnlich das Endorgan der Faser erregt (Licht, Schall, etc.), auch wenn nicht dieser, sondern irgend ein allgemeiner Nervenreiz (mechanisch, electrisch, thermisch, chemisch) der Erreger gewesen ist; sie hält also jede Gesichtsempfindung für bedingt durch Lichtwellen, welche die Retina getroffen haben, auch wenn Zerrung der Retina, Quetschung des Opticus, etc. die Ursache war; u. dgl. m. — Die Schlüsse über den Ursprung der Erregung gehen in vielen Fällen noch weiter; nämlich da, wo der specifische erregende Vorgang stets einen bestimmten Weg durchlaufen muss, um zum peripherischen Endorgan der sensiblen Faser zu gelangen. So muss jede die Retina treffende Lichtwelle, jede den Acusticus erregende Schallwelle vorher die durchsichtigen Medien des Auges, die schallleitenden Körper des Ohres durchlaufen haben; demgemäss wird die Ursache

der Licht- und Schallempfindungen nach Aussen verlegt. Bei den Lichtempfindungen macht die Seele sogar einen Schluss auf den Ort des leuchtenden Körpers, wenigstens der Richtung nach; jeder beleuchtete Retinapunct kann mit dem leuchtenden Punct durch den Hauptstrahl (die „Richtungslinie“, s. Cap. XII.) verbunden werden, und in dieser Richtung wird daher die Ursache der Lichtempfindung nach Aussen verlegt.

Ohne hinreichenden Grund werden die empfindenden Fasern noch weiter eingetheilt in sensible (i. engeren S.) und sensuelle oder Sinnesnerven. Näheres hierüber s. Cap. XII. 5. — Das Princip der specifischen Energieen lässt sich consequenterweise noch weiter durchführen. In derselben sensiblen Faser können nämlich nach der bis jetzt gebräuchlichen Vorstellung verschiedene Erregungszustände vorhanden sein, bedingt durch Verschiedenheit des specifischen Erregers oder selbst durch verschiedene der allgemeinen Nervenreize; die Folge dieser verschiedenen Erregungszustände sind verschiedene Empfindungen im Centralorgan, die aber sämmtlich in dieselbe Categorie (Gesichts-, Geschmacksempfindungen, u. s. w.) gehören. So kann eine Geschmacksnervenfaser in ihrem Endorgane durch Zucker, durch Aloë, in ihrem Stamme durch auf- oder absteigende Ströme erregt werden; der Erfolg ist stets eine Geschmacksempfindung, aber im ersten Falle ein süsser, im zweiten ein bitterer, im dritten ein saurer, im vierten ein brennender („alkalischer“) Geschmack. Ueber das Wesen dieser Verschiedenheit in den Erregungszuständen hat man noch keine Vorstellung. Befriedigender würde eine strengere Durchführung des Princips der specifischen Energieen sein, nämlich die Annahme, dass es für jede Modification derselben Empfindungscategorie besondere Fasern gebe, welche allein durch eine bestimmte Form des Erregers angesprochen werden und deren Centralorgane die verschiedenen Modificationen der Empfindung repräsentiren. Demnach würde man die oben beispielsweise angeführten Erscheinungen so erklären, dass der süssschmeckende und der bitterschmeckende Stoff nicht dieselbe, sondern verschiedene Fasern des Geschmacksnerven erregen und dass der electrische Geschmack etwa eine Mischempfindung aus sämmtlichen einfachen Geschmacksarten wäre. In der That ist eine solche Auffassung bei einigen sensiblen Nerven, nämlich beim Gesichts- und Gehörnerven, schon hypothetisch ausgesprochen worden, und wird durch gewisse Erscheinungen begünstigt (Young, Helmholtz). Im Opticus nimmt man für verschiedene Farben (z. B. drei Grundfarben), im Acusticus für die verschiedenen Tonhöhen besondere Fasern an. Näheres hierüber im folgenden Capitel.

C. Intercentrale Fasern, d. h. solche, welche zwei Centralorgane (Ganglienzellen) unter einander verbinden. Ihre Zahl ist ausserordentlich gross; über ihre Bedeutung existiren bis jetzt nur Hypothesen, von welchen erst im 13. Capitel die Rede sein wird. Es gehören hierher: der grösste Theil der Fasern des Gehirns und Rückenmarks, der Haupttheil der sympathischen Nerven, die sog. Hemmungsnerven, u. a. m.

B. SPECIELLE NERVENPHYSIOLOGIE.

Die verschiedenen (motorischen, sensiblen, etc.) Nervenfasern sind in der Regel so angeordnet, dass die für dieselbe Körpergegend bestimmten, welcher Art sie auch seien, eine Strecke weit in einem gemeinsamen („gemischten") Nervenstamme zusammenlaufen, und erst in der Nähe ihres Bestimmungsortes in Zweige auseinandergehen, die nur Fasern derselben Gattung enthalten („sensible, motorische Nerven"). Nur bei den Nerven des Kopfes, deren ganzer Verlauf kürzer ist, findet meist keine Vereinigung Statt, so dass die Kopfnerven vom Ursprung ab fast alle entweder rein motorisch oder rein sensibel sind.

Die Aufgabe der speciellen Nervenphysiologie ist es, für jede einzelne Nervenfaser ihre specifische Energie (kurzweg: „Function" genannt) festzustellen. Diese würde sich stets von selbst ergeben, wenn die beiden Endorgane jeder Faser durch die Anatomie genau ermittelt und in ihren Functionen bekannt wären. Beide Wissenschaften ergänzen sich hier gegenseitig.

Von der speciellen Function eines Nerven überzeugt man sich folgendermaassen: 1. Man durchschneidet ihn an irgend einer Stelle; es bleiben dann auf der Seite des Erfolgsorgans alle Erfolge aus, welche durch Erregungen jenseits des Schnittes eintreten müssten; bei Durchschneidnng eines Muskelnerven bleibt also der Muskel erschlafft, obgleich der Wille oder eine reflectorische oder automatische Erregung auf das centrale Ende des Nerven, oder irgend ein andrer Reiz auf dessen Verlauf oberhalb des Schnittes einwirkt: — der Muskel ist „gelähmt"; bei Durchschneidung eines centripetalen Nerven kommen Sinnesreize oder Erregungen des peripherischen Nervenabschnitts nicht mehr zur Empfindung, es tritt Blindheit, Taubheit, Fühllosigkeit u. s. w. ein. — 2. Man reizt die beiden durch den Schnitt von einander getrennten Nervenabschnitte (meist tetanisch) und beobachtet, auf welcher Seite, wo und welcher Erfolg eintritt.

Die Nervenstämme werden nach ihren centralen Enden (ihrem „Ursprung") eingetheilt in Hirn-, Rückenmarks- und sympathische Nerven.

I. Hirnnerven.

1. Olfactorius. Seine Fasern haben die Function, jede Erregung, welche sie an irgendwelcher Stelle trifft, den geruchsempfindenden Hirntheilen zuzuleiten und dadurch Geruchsempfindungen zu veranlassen; die Erregung geschieht physiologisch stets in den peripherischen Endorganen, auf der Riechhaut (Cap. XII.), und zwar durch gewisse specifische Reize, die „Riechstoffe".

Die Entstehung von Geruchsempfindung bei Erregung des Olfactorius durch gewöhnliche Nervenreize ist zwar nicht direct nachgewiesen (vgl. Cap. XII.), aber nach dem p. 248 Gesagten unzweifelhaft.

2. Opticus. Jede Erregung desselben erregt die lichtempfindenden Hirntheile, bringt daher Lichteindrücke hervor. Seine normale Erregung geht von seinen peripherischen Enden in der Retina des Auges aus, und bewirkt specifisch verschiedene (farbige) Lichteindrücke. Ausserdem enthält er Fasern, welche reflectorisch Fasern des Oculomotorius erregen, die zum Sphincter iridis gehen (Näheres im 12. Cap.)

3. Oculomotorius, motorischer Nerv für die meisten Muskeln der Augenhöhle: Rectus superior, inferior, internus; Obliquus inferior und Levator palpebrae superioris; ferner für den Circularmuskel der Pupille (Sphincter s. Circularis iridis) und den Tensor chorioïdeae. Seine Erregung im Gehirn geschieht theils durch den Willen, theils (die Fasern für die Iris) reflectorisch vom Opticus aus (Cap. XII.). Es wird behauptet, dass der Oculomotorius auch sensible Fasern enthält: jedoch ist es unsicher, ob ihm diese von Anfang an oder erst nach seiner Communication mit dem Trigeminus beigemischt sind.

4. Trochlearis, motorischer Nerv für den M. obliquus oculi superior (trochlearis). Auch ihm werden sensible Fasern zugeschrieben.

5. Trigeminus, ein gemischter Nerv, der aus zwei Wurzeln, einer sensiblen (Portio major) und einer motorischen (P. minor), nach Art der Rückenmarksnerven (s. unten) entsteht, und bald wieder in motorische und sensible Aeste zerfällt. Die sensible Wurzel enthält ähnlich den Rückenmarksnerven ein Ganglion (G. Gasseri).

Seine sensiblen Fasern vermitteln die Empfindung fast am ganzen Kopf. Ein Theil seiner Fasern scheint zu den Geschmacksnerven zu gehören (s. Cap. XII.). — Seine motorischen Fasern versorgen die Kaumuskeln (Temporalis, Masseter, Pterygoïdei), ferner den Tensor palati mollis, Digastricus anterior, Mylohyoideus, Tensor tympani, vielleicht auch den Sphincter iridis; endlich die Gefässmuskeln der Arterien in der Conjunctiva und Iris („vasomotorische Fasern“; dieselben sind jedoch vermuthlich sympathischen Ursprungs). — Ferner enthält er secretorische Fasern für die Thränendrüse, die Parotis und Submaxillaris. Näheres über Ursprung und Verlauf der letzteren s. p. 91 f.

Dem Trigeminus werden auch „trophische Fasern“ zugeschrieben, namentlich für den Augapfel, der nach Durchschneidung des Trigeminus entzündet und zerstört wird. Wahrscheinlich aber ist dieser Erfolg nur dem Verluste der Empfindung zuzuschreiben, der die Abhaltung äusserer Schädlichkeiten beeinträchtigt. Hierfür spricht, dass der Augapfel auch nach Durchschneidung des Trigeminus intact bleibt, wenn man eine empfindende, schützende Fläche vor ihm künstlich anbringt, bei Kaninchen z. B. das Ohr vornäht (Snellen).

6. Abducens, motorischer Nerv für den M. rectus oculi externus (abducens).

7. Facialis, enthält nur centrifugalleitende (motorische und secretorische) Fasern. Wo er sensible Zweige besitzt, rühren diese von beigemischten Trigeminusfasern her; denn die Sensibilität schwindet nach Durchschneidung des Trigeminus.

Seine motorischen Fasern versorgen alle Hautmuskeln des Kopfes (sog. „Gesichtsmuskeln“; — er vermittelt daher die Mimik), die Muskeln des äusseren Ohrs, den Stylohyoïdeus, Levator palati mollis, hinteren Bauch des Digastricus, Stapedius, endlich das Platysma myoides. — Seine secretorischen Fasern wirken auf die Speicheldrüsen (Näheres p. 91 f.).

8. Acusticus, ist der alleinige Vermittler der Gehörswahrnehmungen. Jede Reizung desselben erzeugt Schallempfindungen, seine Durchschneidung Taubheit. (Näheres Cap. XII.)

9. Glossopharyngeus, ein gemischter Nerv, der indess nur wenige motorische Fasern für den M. levator palati mollis, azygos uvulae, constrictor faucium medius und stylopharyngeus enthält. Die übrigen Fasern sind centripetal und vermitteln theils die Tastempfindungen, zum grössten Theil aber die Geschmacksempfindungen, des weichen Gaumens und der Zungenwurzel (Cap. XII.)

10. und 11. Vagus und Accessorius. Beide zusammen bilden einen gemischten Nerven. Es ist sehr wahrscheinlich (Longet), dass beide Nerven als zwei Wurzeln zu betrachten sind, deren eine (Vagus) die centripetalen, die andre (Accessorius) die centrifugalen Fasern enthält. Die centrifugalen Fasern sind, soweit bekannt, folgende: a. Motorische Fasern 1) für die Muskeln des weichen Gaumens und des Schlundkopfs; 2) für die des Kehlkopfs (enthalten im Laryngeus inferior s. Recurrens); 3) für die Muskeln der Trachea und der Bronchien (? s. unten); 4) für den Oesophagus; 5) für den Magen (vgl. p. 120); 6) nach Einigen auch für den Dünn- und Dickdarm, und für den Uterus; 7) für den Sternocleidomastoïdeus und Cucullaris (im Accessorius). — b. „Hemmungsnervenfasern“ für die Herzbewegung (Ed. Weber, Budge)

(s. p. 53). — c. Secretorische Fasern 1) für die Drüsen der Magenschleimhaut, etc., noch nicht erwiesen, neuerdings geleugnet (s. p. 95), 2) für die Nieren (BERNARD): Reizung des Vagus an der Cardia soll die Harnsecretion vermehren, unter Röthung des Venenblutes (?); — d. Vasomotorische Fasern für die Lungengefässe (?).

Die centripetalen Fasern sind folgende: a. Empfindungsfasern vermuthlich 1) für den ganzen Respirationsapparat, 2) für den Digestionsapparat vom Gaumensegel bis zum Pylorus, 3) für das Herz. — b. reflectorisch wirkende Fasern: 1) reflectorisch-motorische Fasern für die Nerven der Inspirationsmuskeln, d. h. Fasern, deren Erregung, centripetal bis zum Ursprunge in der Medulla oblongata fortgeleitet, dort reflectorisch eine Erregung der Inspirationnerven hervorruft und so Inspirationen herbeiführt oder beschleunigt (L. TRAUBE; vgl. p. 74). 2. reflectorisch-hemmende Fasern für dieselben Nerven, deren centripetal geleitete Erregung also reflectorisch die Thätigkeit der Inspirationsnerven herabsetzt (im Laryngeus superior liegend, — ROSENTHAL, s. p. 73); 3. reflectorisch-trophische (oder secretorische) Fasern für die Zuckerbildung in der Leber, d. h. solche, deren centripetal geleitete Erregung die Nerven reflectorisch anregt, welche die Zuckerbildung einleiten (vgl. p. 141). Diese Fasern haben ihre peripherischen Enden in den Brusthöhle, vielleicht in der Lunge (BERNARD).

Zur bessern Uebersicht sollen hier die Resultate der Durchschneidungs- und Reizungsversuche am Vagus und Accessorius resumirt werden, aus denen man das Vorhandensein dieser Fasergattungen erschlossen hat: 1. Durchschneidung des Accessorius oberhalb seiner Verbindung mit dem Vagus (statt derselben werden gewöhnlich die Accessorius-Wurzeln aus dem Marke „ausgezogen"): lähmt alle vom Vago-Accessorius abhängigen Muskeln (s. oben). Ueber Durchschneidung des Vagus an dieser Stelle und über Reizung eines der beiden Nerven vor ihrer Vereinigung giebt es keine massgebenden Erfahrungen. 2. Durchschneidung des Vagusstammes am Halse: a. lähmt die Muskeln des Kehlkopfes (ebenso die blosse Durchschneidung des Laryngeus inferior), b. beschleunigt die Herzbewegungen, c. verlangsamt die Inspirationsbewegungen, d. unterbricht die Zuckerbildung in der Leber. 3. Reizung des peripherischen Vagusendes am Halse: a. bringt die Muskeln des Kehlkopfs zur Contraction (ebenso die Reizung des peripherischen Endes vom Laryngeus inferior), b. verlangsamt die Herzbewegungen bis zum Stillstand in Diastole, c. soll die glatten Muskeln der Bronchien contrahiren, so dass das Lumen sich etwas verengt (wird vielfach bestritten: DONDERS, WINTRICH, ROSENTHAL, RÜGENBERG), d. bringt Contractionen des Magens, des Darms (?), des Uterus (?) u. s. w. hervor, e. vermehrt die Nierensecretion (?). 4. Reizung des centralen Vagusendes

am Halse: a. beschleunigt die Inspirationsbewegungen bis zur tetanischen Inspiration, b. vermehrt die Zuckerbildung in der Leber. 5. Durchschneidung des Laryngeus superior hat eine geringe Verlangsamung der Inspiration zur Folge (SKLAREK), wegen beigemischter motorischer Fasern für die Stimmritze, bes. für den M. cricothyreoideus. 6. Reizung des centralen Endes des Laryngeus superior verlangsamt die Inspirationen bis zum völligen Aufhören der Respiration (ROSENTHAL).

12. Hypoglossus, der motorische Nerv für sämmtliche Zungenmuskeln.

II. Rückenmarksnerven.

Die vom Rückenmark entspringenden Nerven sind sämmtlich in einem grossen Theil ihres Verlaufes gemischt; jedoch sind sie es nicht von Anfang an, sondern ein jeder entspringt mit zwei Wurzeln, einer vorderen, welche die centrifugalen, und einer hinteren, welche die centripetalen Fasern enthält (CHARLES BELL); jene heisst daher auch die motorische, diese die sensible Wurzel; letztere besitzt ein Ganglion.

Durchschneidet man demnach sämmtliche vordere Wurzeln einer Seite, so sind die Muskeln der entsprechenden Körperhälfte vollständig gelähmt; durchschneidet man die hinteren, so ist die Körperhälfte unempfindlich. Durchschneidet man bei einem Thiere (Frosch) auf der einen Seite (z. B. rechts) die hinteren, auf der anderen (links) die vorderen Wurzeln der Schenkelnerven, so bleibt es, wenn man das rechte Bein insultirt, unbeweglich, weil es den Schmerz nicht fühlt; verletzt man dagegen das linke, so macht es mit dem rechten abwehrende Bewegungen, während das linke unbewegt bleibt, denn es fühlt den Schmerz im linken Bein, kann aber nur das rechte bewegen. Beim Hüpfen schleppt es auch das rechte Bein wie ein gelähmtes nach, weil es dasselbe nicht fühlt.

Auch die vorderen Wurzeln sollen zuweilen sensible Fasern enthalten (LONGET). Dies sind aber nur solche, welche in der hinteren Wurzel aus dem Rückenmark herausgetreten und an der Vereinigungsstelle in die vordere umgebogen sind; daher ist, wenn man die vordere Wurzel zerschnitten hat, auch nur das peripherische Ende empfindlich, und die Sensibilität erlischt ganz, sowie man die hintere Wurzel durchschneidet (MAGENDIE).

Die centrifugalen Fasern der Rückenmarksnerven (in den vorderen Wurzeln enthalten) sind: 1. motorische für sämmtliche quergestreifte Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten, und (wahrscheinlich durch Vermittlung des Sympathicus) für gewisse glatte Muskeln der Eingeweide, z. B. den Detrusor urinae; — 2. vasomotorische Fasern für den grössten Theil der Arterien des Körpers; diese mischen sich jedoch den Nervenstämmen erst nach der Vereinigung mit den Rr. communicantes des Sympathicus bei, stammen also von diesem her (BERNARD); — 3. mög-

licherweise auch secretorische und trophische Fasern. — Die centripetalen Fasern sind die sensiblen Nervenfasern für die Empfindung der ganzen Körperoberfläche mit Ausnahme des Gesichts und Vorderkopfes.

Die Vertheilung der verschiedenen motorischen und sensiblen Nerven (für die einzelnen Muskeln und Hautstellen) auf die 31 Wurzelpaare ist aus den Angaben der Anatomie zu entnehmen.

III. Sympathische Nerven.

Die Betrachtung derselben lässt sich nicht gut von der der sympathischen Centralorgane trennen, welche im 13. Capitel behandelt werden; ebendaselbst werden die Gründe dafür angegeben werden.

ZWÖLFTES CAPITEL.

Die peripherischen Endorgane der Nerven.

Die peripherischen Endorgane der centrifugalen Nerven sind erst zum geringsten Theile bekannt. Erst vor Kurzem sind die p. 180 erwähnten Endorgane der motorischen Nerven in den quergestreiften Muskelfasern anatomisch nachgewiesen worden; Physiologisches über dieselben ist noch durchaus nicht ermittelt. Ebensowenig kennt man die Enden der später zu erwähnenden sensiblen Fasern in den Muskeln. Völlig unbekannt sind die Nervenendorgane in den glatten Muskelfasern, in den Drüsen, die Endorgane der trophischen Nerven, u. s. w.

Dagegen sind die peripherischen Endorgane der centripetalen Nerven grösstentheils ziemlich genau untersucht. Ein grosser Theil dieser Endorgane steht mit Vorrichtungen in Verbindung, welche dazu dienen, die zur Erregung der Nerven bestimmten Eindrücke der Aussenwelt (Licht, Schall, Wärme, Bewegung, u. s. w.) in geeigneter Weise den Endorganen zuzuleiten. Dadurch werden Organe gebildet, welche aus den zuleitenden Vorrichtungen und den nervösen Endorganen bestehen, und welche man „Sinnesorgane“ nennt. Da die Physiologie der zuleitenden Vorrichtungen sich nicht von der der Endorgane trennen lässt, so wird hier die ganze Physiologie der Sinnesorgane abgehandelt.

I. DAS SEHORGAN.

Im Sehorgan, dem Auge, sind die Nervenendorgane auf einer sphärisch gekrümmten Haut (Retina) angebracht; auf diese Fläche

fallen die zum Sehen bestimmten Lichteindrücke. Die in das Auge fallenden Lichtstrahlen werden durch ein System verschieden brechender Medien so auf die Retina projicirt, dass auf dieser ein verkleinertes, umgekehrtes, objectives Bild der gesehenen Gegenstände entsteht, ähnlich wie in der Camera obscura.

Schema des Auges.

Die brechenden Medien des Auges sind, der Reihe nach wie sie der einfallende Lichtstrahl durchläuft, folgende: 1. die Cornea, 2. der Humor aqueus, 3. die vordere Wand der Linsenkapsel, 4. die Linsensubstanz, 5. die hintere Kapselwand, 6. der Glaskörper. Diesen Medien entsprechen sechs trennende Flächen („brechende Flächen"): 1. zwischen Luft und Corneasubstanz (vordere Fläche der Cornea), 2. zwischen Cornea und Humor aqueus (hintere Fläche der Cornea), u. s. w. — Um nun den Gang eines einfallenden Strahles durch das Auge bis zur Retina zu verfolgen, müssen begreiflicherweise gegeben sein: 1. die Brechungsindices sämmtlicher Medien, 2. die Gestalten sämmtlicher brechenden Flächen, 3. die Entfernungen der letzteren von einander und von der Projectionsfläche (Retina).

Hier muss sogleich bemerkt werden, dass die Linse kein einfaches brechendes Medium ist; ihre Consistenz und ihr Brechungsvermögen nehmen von aussen nach innen zu, der feste „Linsenkern" bricht am stärksten. Wenn sich nun auch die Brennweite (s. unten) ohne Weiteres bestimmen lässt, so ist doch das mittlere Brechungsvermögen für die Berechnung der Folgen von Gestaltveränderungen wichtig; dasselbe ist mit Zuhülfenahme einiger Annahmen berechnet worden (s. unten).

Indess vereinfacht sich das Problem dadurch bedeutend, dass man mehrere brechende Medien (und Flächen) unberücksichtigt lassen kann. Zunächst ist die Cornea eine parallelwandige Membran, welche vorn und hinten an Flüssigkeiten annähernd gleichen Brechungsvermögens grenzt (vorn die bespülende Thränenflüssigkeit, hinten der Humor aqueus); ein solcher Körper kann aber bekanntlich (wie z. B. eine planparallele, beiderseits von Luft bedeckte Glasplatte, eine Fensterscheibe) dem durchgehenden Lichtstrahl keine neue Richtung geben, sondern ihn nur parallel mit sich selbst ein wenig verschieben. Man kann daher die Cornea ganz vernachlässigen, und so thun als wenn der Humor aqueus bis zur vorderen Corneafläche reichte. — Ferner hat die Linsenkapsel fast genau das Brechungsvermögen der äusseren Linsenschichten, kann also als Verdickung der Linse zu dieser hinzuaddirt werden.

[illegible] brechende Medien übrig, nämlich [illegible] Glaskörper, somit drei brechende Flä- [illegible] vordere und hintere Linsenfläche.

[illegible] das „mittlere" Auge (s. unten) [illegible] die brechenden Flächen sind [illegible]

[illegible]

die Länge des Bildes aus dem Winkel, den beide Platten mit einander machen, auf das Genaueste berechnen, wenn man die Dicke und den Brechungsindex der Platten kennt; der die Platten tragende Apparat, an welchem sich zugleich der Winkel ablesen lässt, heisst „Ophthalmometer."

Construction der Bildes.

Mit Hülfe dieser Angaben lässt sich nun nach bekannten Gesetzen der Optik der Gang jedes einfallenden Strahles durch das Auge construiren, und demnach auch für jeden Punct eines vor dem Auge befindlichen Objectes der „Bildpunct" bestimmen (d. h. der Punct, in welchem sich alle von einem Objectpunct ausgegangenen Strahlen nach der Brechung wieder schneiden. Dass ein solches Schneiden in Einem Puncte wirklich stattfindet, wenn die Strahlen vor der Brechung von Einem Puncte ausgingen [„homocentrische Strahlen"], und wenn die brechenden Flächen eine gemeinsame Axe haben [„centrirt sind"], lehrt ein optisches Gesetz, dessen Beweis hier nicht gegeben werden kann).

Zur Erleichterung des Verständnisses mögen hier die Regeln kurz recapitulirt werden, nach welchen man den Gang eines gebrochenen Strahles und den Bildpunct eines Objectpunctes construiren kann.

Das Brechungsgesetz lautet: Wenn ein Lichtstrahl aus einem Medium in ein anderes übergeht, so ändert er in der Regel an der Uebergangsstelle seine Richtung und zwar verhalten sich die Sinus des Einfallswinkels*) und des Brechungswinkels umgekehrt wie zwei Constanten des 1. u. 2. Mediums, die Brechungsindices. (Der Brechungsindex des dichteren Mediums ist grösser als der des dünneren; daher ist, wenn der Strahl aus einem dünneren in ein dichteres Medium übergeht, der Brechungswinkel kleiner als der Einfallswinkel, — der Strahl nähert sich also dem Einfallsloth).

Aus dem Brechungsgesetze ergeben sich, zum Theil unmittelbar, zum Theil durch Ableitungen, auf die hier nicht eingegangen werden kann, folgende Sätze: 1. ein senkrecht zur brechenden Fläche auffallender Strahl wird nicht gebrochen, geht also gradlinigt hindurch; ist die brechende Fläche eine Kugelfläche, so ist das Loth für jeden Einfallspunct selbstverständlich der durch diesen Punct gehende Radius; ein Strahl also, dessen Verlängerung durch den Mittelpunct der sphärischen brechenden Fläche gehen würde, wird nicht gebrochen; den Mittelpunct nennt man Knotenpunct und jeden durch ihn gehenden, also ungebrochenen Strahl einen Hauptstrahl. — 2. (Die beiden folgenden Sätze gelten in aller Genauigkeit nur für brechende Flächen von parabolischer Krümmung, annähernd aber auch für sphärische, namentlich wenn sie nur kleine Stücke der Kugeloberfläche darstellen, also in ihrer Krümmung nicht sehr von der parabolischen abweichen): Alle von Einem Puncte ausgehenden („homocentrischen")

*) Einfallswinkel und Brechungswinkel heissen die beiden Winkel, welche der einfallende und der gebrochene Strahl mit dem Einfallsloth machen, d. h. mit der Linie, welche im Einfallspunct senkrecht auf der Grenzfläche beider Medien („brechende Fläche") steht. Der gebrochene Strahl liegt mit dem einfallenden und dem Einfallsloth in Einer Ebene.

die Länge des Bildes aus dem Winkel, den beide Platten mit einander machen, auf das Genaueste berechnen, wenn man die Dicke und den Brechungsindex der Platten kennt; der die Platten tragende Apparat, an welchem sich zugleich der Winkel ablesen lässt, heisst „Ophthalmometer."

Construction der Bildes.

Mit Hülfe dieser Angaben lässt sich nun nach bekannten Gesetzen der Optik der Gang jedes einfallenden Strahles durch das Auge construiren, und demnach auch für jeden Punct eines vor dem Auge befindlichen Objectes der „Bildpunct" bestimmen (d. h. der Punct, in welchem sich alle von einem Objectpunct ausgegangenen Strahlen nach der Brechung wieder schneiden. Dass ein solches Schneiden in Einem Puncte wirklich stattfindet, wenn die Strahlen vor der Brechung von Einem Puncte ausgingen [„homo-entrische Strahlen"], und wenn die brechenden Flächen eine ge-einsame Axe haben [„centrirt sind"], lehrt ein optisches Gesetz, essen Beweis hier nicht gegeben werden kann).

Zur Erleichterung des Verständnisses mögen hier die Regeln kurz recapi-irt werden, nach welchen man den Gang eines gebrochenen Strahles und den dpunct eines Objectpunctes construiren kann.

Das Brechungsgesetz lautet: Wenn ein Lichtstrahl aus einem Medium in anderes übergeht, so ändert er in der Regel an der Uebergangsstelle seine tung und zwar verhalten sich die Sinus des Einfallswinkels*) und des Bre-ngswinkels umgekehrt wie zwei Constanten des 1. u. 2. Mediums, die Bre-gsindices. (Der Brechungsindex des dichteren Mediums ist grösser als der dünneren; daher ist, wenn der Strahl aus einem dünneren in ein dichteres m übergeht, der Brechungswinkel kleiner als der Einfallswinkel, — der nähert sich also dem Einfallsloth).

Aus dem Brechungsgesetze ergeben sich, zum Theil unmittelbar, zum Theil Ableitungen, auf die hier nicht eingegangen werden kann, folgende Sätze: senkrecht zur brechenden Fläche auffallender Strahl wird nicht gebrochen, so gradlinigt hindurch; ist die brechende Fläche eine Kugelfläche, so ist h für jeden Einfallspunct selbstverständlich der durch diesen Punct ge-adius; ein Strahl also, dessen Verlängerung durch den Mittelpunct der en brechenden Fläche gehen würde, wird nicht gebrochen; den Mittel-nnt man Knotenpunct und jeden durch ihn gehenden, also ungebro-trahl einen Hauptstrahl. — 2. (Die beiden folgenden Sätze gelten in auigkeit nur für brechende Flächen von parabolischer Krümmung, an-che, namentlich wenn sie nur kleine Stücke der in ihrer Krümmung nicht sehr von der paraboli-Einem Puncte ausgehenden („homocentrischen")

*)ssen die beiden Winkel, welche der einfallende n, d. h. mit der Linie, welche im Einfalls-hende Fläche") steht. Der gebrochene er Ebene.

B. SPECIELLE NERVENPHYSIOLOGIE.

Die verschiedenen (motorischen, sensiblen, etc.) Nervenfasern sind in der Regel so angeordnet, dass die für dieselbe Körpergegend bestimmten, welcher Art sie auch seien, eine Strecke weit in einem gemeinsamen („gemischten") Nervenstamme zusammenlaufen, und erst in der Nähe ihres Bestimmungsortes in Zweige auseinandergehen, die nur Fasern derselben Gattung enthalten („sensible, motorische Nerven"). Nur bei den Nerven des Kopfes, deren ganzer Verlauf kürzer ist, findet meist keine Vereinigung Statt, so dass die Kopfnerven vom Ursprung ab fast alle entweder rein motorisch oder rein sensibel sind.

Die Aufgabe der speciellen Nervenphysiologie ist es, für jede einzelne Nervenfaser ihre specifische Energie (kurzweg: „Function" genannt) festzustellen. Diese würde sich stets von selbst ergeben, wenn die beiden Endorgane jeder Faser durch die Anatomie genau ermittelt und in ihren Functionen bekannt wären. Beide Wissenschaften ergänzen sich hier gegenseitig.

Von der speciellen Function eines Nerven überzeugt man sich folgendermaassen: 1. Man durchschneidet ihn an irgend einer Stelle; es bleiben dann auf der Seite des Erfolgsorgans alle Erfolge aus, welche durch Erregungen jenseits des Schnittes eintreten müssten; bei Durchschneidnng eines Muskelnerven bleibt also der Muskel erschlafft, obgleich der Wille oder eine reflectorische oder automatische Erregung auf das centrale Ende des Nerven, oder irgend ein andrer Reiz auf dessen Verlauf oberhalb des Schnittes einwirkt: — der Muskel ist „gelähmt"; bei Durchschneidung eines centripetalen Nerven kommen Sinnesreize oder Erregungen des peripherischen Nervenabschnitts nicht mehr zur Empfindung, es tritt Blindheit, Taubheit, Fühllosigkeit u. s. w. ein. — 2. Man reizt die beiden durch den Schnitt von einander getrennten Nervenabschnitte (meist tetanisch) und beobachtet, auf welcher Seite, wo und welcher Erfolg eintritt.

Die Nervenstämme werden nach ihren centralen Enden (ihrem „Ursprung") eingetheilt in Hirn-, Rückenmarks- und sympathische Nerven.

I. Hirnnerven.

1. Olfactorius. Seine Fasern haben die Function, jede Erregung, welche sie an irgendwelcher Stelle trifft, den geruchsempfindenden Hirntheilen zuzuleiten und dadurch Geruchsempfindungen zu veranlassen; die Erregung geschieht physiologisch stets in den peripherischen Endorganen, auf der Riechhaut (Cap. XII.), und zwar durch gewisse specifische Reize, die „Riechstoffe".

Die Entstehung von Geruchsempfindung bei Erregung des Olfactorius durch gewöhnliche Nervenreize ist zwar nicht direct nachgewiesen (vgl. Cap. XII.), aber nach dem p. 248 Gesagten unzweifelhaft.

2. Opticus. Jede Erregung desselben erregt die lichtempfindenden Hirntheile, bringt daher Lichteindrücke hervor. Seine normale Erregung geht von seinen peripherischen Enden in der Retina des Auges aus, und bewirkt specifisch verschiedene (farbige) Lichteindrücke. Ausserdem enthält er Fasern, welche reflectorisch Fasern des Oculomotorius erregen, die zum Sphincter iridis gehen. (Näheres im 12. Cap.)

3. Oculomotorius, motorischer Nerv für die meisten Muskeln der Augenhöhle: Rectus superior, inferior, internus; Obliquus inferior und Levator palpebrae superioris; ferner für den Circularmuskel der Pupille (Sphincter s. Circularis iridis) und den Tensor chorioïdeae. Seine Erregung im Gehirn geschieht theils durch den Willen, theils (die Fasern für die Iris) reflectorisch vom Opticus aus (Cap. XII.). Es wird behauptet, dass der Oculomotorius auch sensible Fasern enthält; jedoch ist es unsicher, ob ihm diese von Anfang an oder erst nach seiner Communication mit dem Trigeminus beigemischt sind.

4. Trochlearis, motorischer Nerv für den M. obliquus oculi superior (trochlearis). Auch ihm werden sensible Fasern zugeschrieben.

5. Trigeminus, ein gemischter Nerv, der aus zwei Wurzeln, einer sensiblen (Portio major) und einer motorischen (P. minor), nach Art der Rückenmarksnerven (s. unten) entsteht, und bald wieder in motorische und sensible Aeste zerfällt. Die sensible Wurzel enthält ähnlich den Rückenmarksnerven ein Ganglion (G. Gasseri).

Seine sensiblen Fasern vermitteln die Empfindung fast am ganzen Kopf. Ein Theil seiner Fasern scheint zu den Geschmacksnerven zu gehören (s. Cap. XII.). — Seine motorischen Fasern versorgen die Kaumuskeln (Temporalis, Masseter, Pterygoïdei), ferner den Tensor palati mollis, Digastricus anterior, Mylohyoideus, Tensor tympani, vielleicht auch den Sphincter iridis; endlich die Gefässmuskeln der Arterien in der Conjunctiva und Iris („vasomotorische Fasern"; dieselben sind jedoch vermuthlich sympathischen Ursprungs). — Ferner enthält er secretorische Fasern für die Thränendrüse, die Parotis und Submaxillaris. Näheres über Ursprung und Verlauf der letzteren s. p. 91f.

Dem Trigeminus werden auch „trophische Fasern“ zugeschrieben, namentlich für den Augapfel, der nach Durchschneidung des Trigeminus entzündet und zerstört wird. Wahrscheinlich aber ist dieser Erfolg nur dem Verluste der Empfindung zuzuschreiben, der die Abhaltung äusserer Schädlichkeiten beeinträchtigt. Hierfür spricht, dass der Augapfel auch nach Durchschneidung des Trigeminus intact bleibt, wenn man eine empfindende, schützende Fläche vor ihm künstlich anbringt, bei Kaninchen z. B. das Ohr vornäht (SNELLEN).

6. Abducens, motorischer Nerv für den M. rectus oculi externus (abducens).

7. Facialis, enthält nur centrifugalleitende (motorische und secretorische) Fasern. Wo er sensible Zweige besitzt, rühren diese von beigemischten Trigeminusfasern her; denn die Sensibilität schwindet nach Durchschneidung des Trigeminus.

Seine motorischen Fasern versorgen alle Hautmuskeln des Kopfes (sog. „Gesichtsmuskeln“; — er vermittelt daher die Mimik), die Muskeln des äusseren Ohrs, den Stylohyoïdeus, Levator palati mollis, hinteren Bauch des Digastricus, Stapedius, endlich das Platysma myoides. — Seine secretorischen Fasern wirken auf die Speicheldrüsen (Näheres p. 91 f.).

8. Acusticus, ist der alleinige Vermittler der Gehörswahrnehmungen. Jede Reizung desselben erzeugt Schallempfindungen, seine Durchschneidung Taubheit. (Näheres Cap. XII.)

9. Glossopharyngeus, ein gemischter Nerv, der indess nur wenige motorische Fasern für den M. levator palati mollis, azygos uvulae, constrictor faucium medius und stylopharyngeus enthält. Die übrigen Fasern sind centripetal und vermitteln theils die Tastempfindungen, zum grössten Theil aber die Geschmacksempfindungen, des weichen Gaumens und der Zungenwurzel (Cap. XII.)

10. und 11. Vagus und Accessorius. Beide zusammen bilden einen gemischten Nerven. Es ist sehr wahrscheinlich (LONGET), dass beide Nerven als zwei Wurzeln zu betrachten sind, deren eine (Vagus) die centripetalen, die andre (Accessorius) die centrifugalen Fasern enthält. Die centrifugalen Fasern sind, soweit bekannt, folgende: a. Motorische Fasern 1) für die Muskeln des weichen Gaumens und des Schlundkopfs; 2) für die des Kehlkopfs (enthalten im Laryngeus inferior s. Recurrens); 3) für die Muskeln der Trachea und der Bronchien (? s. unten); 4) für den Oesophagus; 5) für den Magen (vgl. p. 120); 6) nach Einigen auch für den Dünn- und Dickdarm, und für den Uterus; 7) für den Sternocleidomastoïdeus und Cucullaris (im Accessorius). — b. „Hemmungsnervenfasern“ für die Herzbewegung (ED. WEBER, BUDGE)

(s. p. 53). — c. Secretorische Fasern 1) für die Drüsen der Magenschleimhaut, etc., noch nicht erwiesen, neuerdings geleugnet (s. p. 95), 2) für die Nieren (BERNARD): Reizung des Vagus an der Cardia soll die Harnsecretion vermehren, unter Röthung des Venenblutes (?); — d. Vasomotorische Fasern für die Lungengefässe (?).

Die centripetalen Fasern sind folgende: a. Empfindungsfasern vermuthlich 1) für den ganzen Respirationsapparat, 2) für den Digestionsapparat vom Gaumensegel bis zum Pylorus, 3) für das Herz. — b. reflectorisch wirkende Fasern: 1) reflectorisch-motorische Fasern für die Nerven der Inspirationsmuskeln, d. h. Fasern, deren Erregung, centripetal bis zum Ursprunge in der Medulla oblongata fortgeleitet, dort reflectorisch eine Erregung der Inspirationnerven hervorruft und so Inspirationen herbeiführt oder beschleunigt (L. TRAUBE; vgl. p. 74). 2. reflectorisch-hemmende Fasern für dieselben Nerven, deren centripetal geleitete Erregung also reflectorisch die Thätigkeit der Inspirationsnerven herabsetzt (im Laryngeus superior liegend, — ROSENTHAL, s. p. 73); 3. reflectorisch-trophische (oder secretorische) Fasern für die Zuckerbildung in der Leber, d. h. solche, deren centripetal geleitete Erregung die Nerven reflectorisch anregt, welche die Zuckerbildung einleiten (vgl. p. 141). Diese Fasern haben ihre peripherischen Enden in den Brusthöhle, vielleicht in der Lunge (BERNARD).

Zur bessern Uebersicht sollen hier die Resultate der Durchschneidungs- und Reizungsversuche am Vagus und Accessorius resumirt werden, aus denen man das Vorhandensein dieser Fasergattungen erschlossen hat: 1. Durchschneidung des Accessorius oberhalb seiner Verbindung mit dem Vagus (statt derselben werden gewöhnlich die Accessorius-Wurzeln aus dem Marke „ausgezogen"): lähmt alle vom Vago-Accessorius abhängigen Muskeln (s. oben). Ueber Durchschneidung des Vagus an dieser Stelle und über Reizung eines der beiden Nerven vor ihrer Vereinigung giebt es keine massgebenden Erfahrungen. 2. Durchschneidung des Vagusstammes am Halse: a. lähmt die Muskeln des Kehlkopfes (ebenso die blosse Durchschneidung des Laryngeus inferior), b. beschleunigt die Herzbewegungen, c. verlangsamt die Inspirationsbewegungen, d. unterbricht die Zuckerbildung in der Leber. 3. Reizung des peripherischen Vagusendes am Halse: a. bringt die Muskeln des Kehlkopfs zur Contraction (ebenso die Reizung des peripherischen Endes vom Laryngeus inferior), b. verlangsamt die Herzbewegungen bis zum Stillstand in Diastole, c. soll die glatten Muskeln der Bronchien contrahiren, so dass das Lumen sich etwas verengt (wird vielfach bestritten: DONDERS, WINTRICH, ROSENTHAL, RÜGENBERG), d. bringt Contractionen des Magens, des Darms (?), des Uterus (?) u. s. w. hervor, e. vermehrt die Nierensecretion (?). 4. Reizung des centralen Vagusendes

am Halse: a. beschleunigt die Inspirationsbewegungen bis zur tetanischen Inspiration, b. vermehrt die Zuckerbildung in der Leber. 5. Durchschneidung des Laryngeus superior hat eine geringe Verlangsamung der Inspiration zur Folge (SKLAREK), wegen beigemischter motorischer Fasern für die Stimmritze, bes. für den M. cricothyreoideus. 6. Reizung des centralen Endes des Laryngeus superior verlangsamt die Inspirationen bis zum völligen Aufhören der Respiration (ROSENTHAL).

12. Hypoglossus, der motorische Nerv für sämmtliche Zungenmuskeln.

II. Rückenmarksnerven.

Die vom Rückenmark entspringenden Nerven sind sämmtlich in einem grossen Theil ihres Verlaufes gemischt; jedoch sind sie es nicht von Anfang an, sondern ein jeder entspringt mit zwei Wurzeln, einer vorderen, welche die centrifugalen, und einer hinteren, welche die centripetalen Fasern enthält (CHARLES BELL); jene heisst daher auch die motorische, diese die sensible Wurzel; letztere besitzt ein Ganglion.

Durchschneidet man demnach sämmtliche vordere Wurzeln einer Seite, so sind die Muskeln der entsprechenden Körperhälfte vollständig gelähmt; durchschneidet man die hinteren, so ist die Körperhälfte unempfindlich. Durchschneidet man bei einem Thiere (Frosch) auf der einen Seite (z. B. rechts) die hinteren, auf der anderen (links) die vorderen Wurzeln der Schenkelnerven, so bleibt es, wenn man das rechte Bein insultirt, unbeweglich, weil es den Schmerz nicht fühlt; verletzt man dagegen das linke, so macht es mit dem rechten abwehrende Bewegungen, während das linke unbewegt bleibt, denn es fühlt den Schmerz im linken Bein, kann aber nur das rechte bewegen. Beim Hüpfen schleppt es auch das rechte Bein wie ein gelähmtes nach, weil es dasselbe nicht fühlt.

Auch die vorderen Wurzeln sollen zuweilen sensible Fasern enthalten (LONGET). Dies sind aber nur solche, welche in der hinteren Wurzel aus dem Rückenmark herausgetreten und an der Vereinigungsstelle in die vordere umgebogen sind; daher ist, wenn man die vordere Wurzel zerschnitten hat, auch nur das peripherische Ende empfindlich, und die Sensibilität erlischt ganz, sowie man die hintere Wurzel durchschneidet (MAGENDIE).

Die centrifugalen Fasern der Rückenmarksnerven (in den vorderen Wurzeln enthalten) sind: 1. motorische für sämmtliche quergestreifte Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten, und (wahrscheinlich durch Vermittlung des Sympathicus) für gewisse glatte Muskeln der Eingeweide, z. B. den Detrusor urinae; — 2. vasomotorische Fasern für den grössten Theil der Arterien des Körpers; diese mischen sich jedoch den Nervenstämmen erst nach der Vereinigung mit den Rr. communicantes des Sympathicus bei, stammen also von diesem her (BERNARD); — 3. mög-

licherweise auch secretorische und trophische Fasern. — Die centripetalen Fasern sind die sensiblen Nervenfasern für die Empfindung der ganzen Körperoberfläche mit Ausnahme des Gesichts und Vorderkopfes.

Die Vertheilung der verschiedenen motorischen und sensiblen Nerven (für die einzelnen Muskeln und Hautstellen) auf die 31 Wurzelpaare ist aus den Angaben der Anatomie zu entnehmen.

III. Sympathische Nerven.

Die Betrachtung derselben lässt sich nicht gut von der der sympathischen Centralorgane trennen, welche im 13. Capitel behandelt werden; ebendaselbst werden die Gründe dafür angegeben werden.

ZWÖLFTES CAPITEL.

Die peripherischen Endorgane der Nerven.

Die peripherischen Endorgane der centrifugalen Nerven sind erst zum geringsten Theile bekannt. Erst vor Kurzem sind die p. 180 erwähnten Endorgane der motorischen Nerven in den quergestreiften Muskelfasern anatomisch nachgewiesen worden; Physiologisches über dieselben ist noch durchaus nicht ermittelt. Ebensowenig kennt man die Enden der später zu erwähnenden sensiblen Fasern in den Muskeln. Völlig unbekannt sind die Nervenendorgane in den glatten Muskelfasern, in den Drüsen, die Endorgane der trophischen Nerven, u. s. w.

Dagegen sind die peripherischen Endorgane der centripetalen Nerven grösstentheils ziemlich genau untersucht. Ein grosser Theil dieser Endorgane steht mit Vorrichtungen in Verbindung, welche dazu dienen, die zur Erregung der Nerven bestimmten Eindrücke der Aussenwelt (Licht, Schall, Wärme, Bewegung, u. s. w.) in geeigneter Weise den Endorganen zuzuleiten. Dadurch werden Organe gebildet, welche aus den zuleitenden Vorrichtungen und den nervösen Endorganen bestehen, und welche man „Sinnesorgane" nennt. Da die Physiologie der zuleitenden Vorrichtungen sich nicht von der der Endorgane trennen lässt, so wird hier die ganze Physiologie der Sinnesorgane abgehandelt.

I. DAS SEHORGAN.

Im Sehorgan, dem Auge, sind die Nervenendorgane auf einer sphärisch gekrümmten Haut (Retina) angebracht; auf diese Fläche

fallen die zum Sehen bestimmten Lichteindrücke. Die in das Auge fallenden Lichtstrahlen werden durch ein System verschieden brechender Medien so auf die Retina projicirt, dass auf dieser ein verkleinertes, umgekehrtes, objectives Bild der gesehenen Gegenstände entsteht, ähnlich wie in der Camera obscura.

Schema des Auges.

Die brechenden Medien des Auges sind, der Reihe nach wie sie der einfallende Lichtstrahl durchläuft, folgende: 1. die Cornea, 2. der Humor aqueus, 3. die vordere Wand der Linsenkapsel, 4. die Linsensubstanz, 5. die hintere Kapselwand, 6. der Glaskörper. Diesen Medien entsprechen sechs trennende Flächen („brechende Flächen"): 1. zwischen Luft und Corneasubstanz (vordere Fläche der Cornea), 2. zwischen Cornea und Humor aqueus (hintere Fläche der Cornea), u. s. w. — Um nun den Gang eines einfallenden Strahles durch das Auge bis zur Retina zu verfolgen, müssen begreiflicherweise gegeben sein: 1. die Brechungsindices sämmtlicher Medien, 2. die Gestalten sämmtlicher brechenden Flächen, 3. die Entfernungen der letzteren von einander und von der Projectionsfläche (Retina).

Hier muss sogleich bemerkt werden, dass die Linse kein einfaches brechendes Medium ist; ihre Consistenz und ihr Brechungsvermögen nehmen von aussen nach innen zu, der feste „Linsenkern" bricht am stärksten. Wenn sich nun auch die Brennweite (s. unten) ohne Weiteres bestimmen lässt, so ist doch das mittlere Brechungsvermögen für die Berechnung der Folgen von Gestaltveränderungen wichtig; dasselbe ist mit Zuhülfenahme einiger Annahmen berechnet worden (s. unten).

Indess vereinfacht sich das Problem dadurch bedeutend, dass man mehrere brechende Medien (und Flächen) unberücksichtigt lassen kann. Zunächst ist die Cornea eine parallelwandige Membran, welche vorn und hinten an Flüssigkeiten annähernd gleichen Brechungsvermögens grenzt (vorn die bespülende Thränenflüssigkeit, hinten der Humor aqueus); ein solcher Körper kann aber bekanntlich (wie z. B. eine planparallele, beiderseits von Luft bedeckte Glasplatte, eine Fensterscheibe) dem durchgehenden Lichtstrahl keine neue Richtung geben, sondern ihn nur parallel mit sich selbst ein wenig verschieben. Man kann daher die Cornea ganz vernachlässigen, und so thun als wenn der Humor aqueus bis zur vorderen Corneafläche reichte. — Ferner hat die Linsenkapsel fast genau das Brechungsvermögen der äusseren Linsenschichten, kann also als Verdickung der Linse zu dieser hinzuaddirt werden.

Es bleiben demnach nur drei brechende Medien übrig, nämlich Humor aqueus, Linse und Glaskörper, somit drei brechende Flächen: vordere Corneafläche, vordere und hintere Linsenfläche.

Folgendes sind nun die für das „mittlere“ Auge (s. unten) ermittelten Zahlen (LISTING): a. die brechenden Flächen sind Kugelflächen von folgenden Radien:

1. Vordere Hornhautfläche ca. 8^{mm}
2. Vordere Linsenfläche - 10^{mm}
3. Hintere Linsenfläche - 6^{mm}

b. Die Entfernungen betragen:

1. zu 2.: ca. 4^{mm}
2. zu 3. („Linsenaxe“): ca. 4^{mm}
3. zu Retina: ca. 13^{mm}

c. Die Brechungsindices sind (der d. Luft = 1 gesetzt):

für den Humor aqueus $^{103}/_{77}$
- die Linse (im Mittel, s. p. 257) = $^{16}/_{11}$
- den Glaskörper = $^{103}/_{77}$.

Humor aqueus und Glaskörper haben also (annähernd) gleiches Brechungsvermögen.

Die Resultate der genauesten Messungen dieser Grössen (BREWSTER, beide KRAUSE, HELMHOLTZ) können hier nicht Aufnahme finden; nur die Methoden mögen kurz angedeutet werden. Die Brechungsindices werden nach bekannten optischen Methoden an den Medien ausgeschnittener Augen bestimmt; ebenso können die Entfernungen der brechenden Flächen nur an der Leiche gemessen werden. Die Bestimmung der Krümmungsradien indess muss womöglich am lebenden Auge geschehen, weil die Formen sich mannigfach (s. unten) verändern. Dies geschieht nach folgender, sehr genauen Methode (HELMHOLTZ): Nach einfachen geometrischen Principien lässt sich der Radius einer Kugelfläche berechnen, wenn man in gemessener Entfernung einen (linear gestalteten) Körper von bekannter Länge aufstellt, und nun dessen in der Kugelfläche gespiegeltes Bild misst. Letztere Messung geschieht folgendermaassen: man betrachtet das z. B. in der Cornea gespiegelte Bild (das wir horizontal denken wollen) durch eine dicke Glasplatte; diese ist durch einen horizontalen Schnitt in zwei Hälften gespalten, welche um eine gemeinsame, verticale Axe drehbar sind. So lange die Platte senkrecht von den Strahlen getroffen wird, erscheint das Spiegelbild unverrückt; dreht man nun aber die beiden Plattenhälften um ihre Axe, nach entgegengesetzten Seiten (so dass sie von oben gesehen sich kreuzen), so wird eine jede schräg von den Strahlen getroffen, und dadurch das Bild in horizontaler Richtung verschoben; die beiden Platten verschieben das Bild nach entgegengesetzter Richtung, es entstehen also zwei Bilder. Hat man nun so lange die Platten gedreht, bis das Bild durch eine jede grade um die Hälfte seiner Länge verschoben ist, so dass die entgegengesetzten Endpuncte beider Bilder sich berühren (das eine Bild erscheint dann als Verlängerung des andern), so lässt sich

die Länge des Bildes aus dem Winkel, den beide Platten mit einander machen, auf das Genaueste berechnen, wenn man die Dicke und den Brechungsindex der Platten kennt; der die Platten tragende Apparat, an welchem sich zugleich der Winkel ablesen lässt, heisst „Ophthalmometer."

Construction der Bildes.

Mit Hülfe dieser Angaben lässt sich nun nach bekannten Gesetzen der Optik der Gang jedes einfallenden Strahles durch das Auge construiren, und demnach auch für jeden Punct eines vor dem Auge befindlichen Objectes der „Bildpunct" bestimmen (d. h. der Punct, in welchem sich alle von einem Objectpunct ausgegangenen Strahlen nach der Brechung wieder schneiden. Dass ein solches Schneiden in Einem Puncte wirklich stattfindet, wenn die Strahlen vor der Brechung von Einem Puncte ausgingen [„homocentrische Strahlen"], und wenn die brechenden Flächen eine gemeinsame Axe haben [„centrirt sind"], lehrt ein optisches Gesetz, dessen Beweis hier nicht gegeben werden kann).

Zur Erleichterung des Verständnisses mögen hier die Regeln kurz recapitulirt werden, nach welchen man den Gang eines gebrochenen Strahles und den Bildpunct eines Objectpunctes construiren kann.

Das Brechungsgesetz lautet: Wenn ein Lichtstrahl aus einem Medium in ein anderes übergeht, so ändert er in der Regel an der Uebergangsstelle seine Richtung und zwar verhalten sich die Sinus des Einfallswinkels*) und des Brechungswinkels umgekehrt wie zwei Constanten des 1. u. 2. Mediums, die Brechungsindices. (Der Brechungsindex des dichteren Mediums ist grösser als der des dünneren; daher ist, wenn der Strahl aus einem dünneren in ein dichteres Medium übergeht, der Brechungswinkel kleiner als der Einfallswinkel, — der Strahl nähert sich also dem Einfallsloth).

Aus dem Brechungsgesetze ergeben sich, zum Theil unmittelbar, zum Theil durch Ableitungen, auf die hier nicht eingegangen werden kann, folgende Sätze: 1. ein senkrecht zur brechenden Fläche auffallender Strahl wird nicht gebrochen, geht also gradlinigt hindurch; ist die brechende Fläche eine Kugelfläche, so ist das Loth für jeden Einfallspunct selbstverständlich der durch diesen Punct gehende Radius; ein Strahl also, dessen Verlängerung durch den Mittelpunct der sphärischen brechenden Fläche gehen würde, wird nicht gebrochen; den Mittelpunct nennt man Knotenpunct und jeden durch ihn gehenden, also ungebrochenen Strahl einen Hauptstrahl. — 2. (Die beiden folgenden Sätze gelten in aller Genauigkeit nur für brechende Flächen von parabolischer Krümmung, annähernd aber auch für sphärische, namentlich wenn sie nur kleine Stücke der Kugeloberfläche darstellen, also in ihrer Krümmung nicht sehr von der parabolischen abweichen): Alle von Einem Puncte ausgehenden („homocentrischen")

*) Einfallswinkel und Brechungswinkel heissen die beiden Winkel, welche der einfallende und der gebrochene Strahl mit dem Einfallsloth machen, d. h. mit der Linie, welche im Einfallspunct senkrecht auf der Grenzfläche beider Medien („brechende Fläche") steht. Der gebrochene Strahl liegt mit dem einfallenden und dem Einfallsloth in Einer Ebene.

B. SPECIELLE NERVENPHYSIOLOGIE.

Die verschiedenen (motorischen, sensiblen, etc.) Nervenfasern sind in der Regel so angeordnet, dass die für dieselbe Körpergegend bestimmten, welcher Art sie auch seien, eine Strecke weit in einem gemeinsamen („gemischten") Nervenstamme zusammenlaufen, und erst in der Nähe ihres Bestimmungsortes in Zweige auseinandergehen, die nur Fasern derselben Gattung enthalten („sensible, motorische Nerven"). Nur bei den Nerven des Kopfes, deren ganzer Verlauf kürzer ist, findet meist keine Vereinigung Statt, so dass die Kopfnerven vom Ursprung ab fast alle entweder rein motorisch oder rein sensibel sind.

Die Aufgabe der speciellen Nervenphysiologie ist es, für jede einzelne Nervenfaser ihre specifische Energie (kurzweg: „Function" genannt) festzustellen. Diese würde sich stets von selbst ergeben, wenn die beiden Endorgane jeder Faser durch die Anatomie genau ermittelt und in ihren Functionen bekannt wären. Beide Wissenschaften ergänzen sich hier gegenseitig.

Von der speciellen Function eines Nerven überzeugt man sich folgendermaassen: 1. Man durchschneidet ihn an irgend einer Stelle; es bleiben dann auf der Seite des Erfolgsorgans alle Erfolge aus, welche durch Erregungen jenseits des Schnittes eintreten müssten; bei Durchschneidnng eines Muskelnerven bleibt also der Muskel erschlafft, obgleich der Wille oder eine reflectorische oder automatische Erregung auf das centrale Ende des Nerven, oder irgend ein andrer Reiz auf dessen Verlauf oberhalb des Schnittes einwirkt: — der Muskel ist „gelähmt"; bei Durchschneidung eines centripetalen Nerven kommen Sinnesreize oder Erregungen des peripherischen Nervenabschnitts nicht mehr zur Empfindung, es tritt Blindheit, Taubheit, Fühllosigkeit u. s. w. ein. — 2. Man reizt die beiden durch den Schnitt von einander getrennten Nervenabschnitte (meist tetanisch) und beobachtet, auf welcher Seite, wo und welcher Erfolg eintritt.

Die Nervenstämme werden nach ihren centralen Enden (ihrem „Ursprung") eingetheilt in Hirn-, Rückenmarks- und sympathische Nerven.

I. Hirnnerven.

1. Olfactorius. Seine Fasern haben die Function, jede Erregung, welche sie an irgendwelcher Stelle trifft, den geruchsempfindenden Hirntheilen zuzuleiten und dadurch Geruchsempfindungen zu veranlassen; die Erregung geschieht physiologisch stets in den peripherischen Endorganen, auf der Riechhaut (Cap. XII.), und zwar durch gewisse specifische Reize, die „Riechstoffe".

Die Entstehung von Geruchsempfindung bei Erregung des Olfactorius durch gewöhnliche Nervenreize ist zwar nicht direct nachgewiesen (vgl. Cap. XII.), aber nach dem p. 248 Gesagten unzweifelhaft.

2. Opticus. Jede Erregung desselben erregt die lichtempfindenden Hirntheile, bringt daher Lichteindrücke hervor. Seine normale Erregung geht von seinen peripherischen Enden in der Retina des Auges aus, und bewirkt specifisch verschiedene (farbige) Lichteindrücke. Ausserdem enthält er Fasern, welche reflectorisch Fasern des Oculomotorius erregen, die zum Sphincter iridis gehen. (Näheres im 12. Cap.)

3. Oculomotorius, motorischer Nerv für die meisten Muskeln der Augenhöhle: Rectus superior, inferior, internus; Obliquus inferior und Levator palpebrae superioris; ferner für den Circularmuskel der Pupille (Sphincter s. Circularis iridis) und den Tensor chorioïdeae. Seine Erregung im Gehirn geschieht theils durch den Willen, theils (die Fasern für die Iris) reflectorisch vom Opticus aus (Cap. XII.). Es wird behauptet, dass der Oculomotorius auch sensible Fasern enthält; jedoch ist es unsicher, ob ihm diese von Anfang an oder erst nach seiner Communication mit dem Trigeminus beigemischt sind.

4. Trochlearis, motorischer Nerv für den M. obliquus oculi superior (trochlearis). Auch ihm werden sensible Fasern zugeschrieben.

5. Trigeminus, ein gemischter Nerv, der aus zwei Wurzeln, einer sensiblen (Portio major) und einer motorischen (P. minor), nach Art der Rückenmarksnerven (s. unten) entsteht, und bald wieder in motorische und sensible Aeste zerfällt. Die sensible Wurzel enthält ähnlich den Rückenmarksnerven ein Ganglion (G. Gasseri).

Seine sensiblen Fasern vermitteln die Empfindung fast am ganzen Kopf. Ein Theil seiner Fasern scheint zu den Geschmacksnerven zu gehören (s. Cap. XII.). — Seine motorischen Fasern versorgen die Kaumuskeln (Temporalis, Masseter, Pterygoïdei), ferner den Tensor palati mollis, Digastricus anterior, Mylohyoideus, Tensor tympani, vielleicht auch den Sphincter iridis; endlich die Gefässmuskeln der Arterien in der Conjunctiva und Iris („vasomotorische Fasern"; dieselben sind jedoch vermuthlich sympathischen Ursprungs). — Ferner enthält er secretorische Fasern für die Thränendrüse, die Parotis und Submaxillaris. Näheres über Ursprung und Verlauf der letzteren s. p. 91 f.

Dem Trigeminus werden auch „trophische Fasern" zugeschrieben, namentlich für den Augapfel, der nach Durchschneidung des Trigeminus entzündet und zerstört wird. Wahrscheinlich aber ist dieser Erfolg nur dem Verluste der Empfindung zuzuschreiben, der die Abhaltung äusserer Schädlichkeiten beeinträchtigt. Hierfür spricht, dass der Augapfel auch nach Durchschneidung des Trigeminus intact bleibt, wenn man eine empfindende, schützende Fläche vor ihm künstlich anbringt, bei Kaninchen z. B. das Ohr vornäht (SNELLEN).

6. Abducens, motorischer Nerv für den M. rectus oculi externus (abducens).

7. Facialis, enthält nur centrifugalleitende (motorische und secretorische) Fasern. Wo er sensible Zweige besitzt, rühren diese von beigemischten Trigeminusfasern her; denn die Sensibilität schwindet nach Durchschneidung des Trigeminus.

Seine motorischen Fasern versorgen alle Hautmuskeln des Kopfes (sog. „Gesichtsmuskeln"; — er vermittelt daher die Mimik), die Muskeln des äusseren Ohrs, den Stylohyoïdeus, Levator palati mollis, hinteren Bauch des Digastricus, Stapedius, endlich das Platysma myoides. — Seine secretorischen Fasern wirken auf die Speicheldrüsen (Näheres p. 91 f.).

8. Acusticus, ist der alleinige Vermittler der Gehörswahrnehmungen. Jede Reizung desselben erzeugt Schallempfindungen, seine Durchschneidung Taubheit. (Näheres Cap. XII.)

9. Glossopharyngeus, ein gemischter Nerv, der indess nur wenige motorische Fasern für den M. levator palati mollis, azygos uvulae, constrictor faucium medius und stylopharyngeus enthält. Die übrigen Fasern sind centripetal und vermitteln theils die Tastempfindungen, zum grössten Theil aber die Geschmacksempfindungen, des weichen Gaumens und der Zungenwurzel (Cap. XII.)

10. und 11. Vagus und Accessorius. Beide zusammen bilden einen gemischten Nerven. Es ist sehr wahrscheinlich (LONGET), dass beide Nerven als zwei Wurzeln zu betrachten sind, deren eine (Vagus) die centripetalen, die andre (Accessorius) die centrifugalen Fasern enthält. Die centrifugalen Fasern sind, soweit bekannt, folgende: a. Motorische Fasern 1) für die Muskeln des weichen Gaumens und des Schlundkopfs; 2) für die des Kehlkopfs (enthalten im Laryngeus inferior s. Recurrens); 3) für die Muskeln der Trachea und der Bronchien (? s. unten); 4) für den Oesophagus; 5) für den Magen (vgl. p. 120); 6) nach Einigen auch für den Dünn- und Dickdarm, und für den Uterus; 7) für den Sternocleidomastoïdeus und Cucullaris (im Accessorius). — b. „Hemmungsnervenfasern" für die Herzbewegung (ED. WEBER, BUDGE)

(s. p. 53). — c. Secretorische Fasern 1) für die Drüsen der Magenschleimhaut, etc., noch nicht erwiesen, neuerdings geleugnet (s. p. 95), 2) für die Nieren (BERNARD): Reizung des Vagus an der Cardia soll die Harnsecretion vermehren, unter Röthung des Venenblutes (?); — d. Vasomotorische Fasern für die Lungengefässe (?).

Die centripetalen Fasern sind folgende: a. Empfindungsfasern vermuthlich 1) für den ganzen Respirationsapparat, 2) für den Digestionsapparat vom Gaumensegel bis zum Pylorus, 3) für das Herz. — b. reflectorisch wirkende Fasern: 1) reflectorisch-motorische Fasern für die Nerven der Inspirationsmuskeln, d. h. Fasern, deren Erregung, centripetal bis zum Ursprunge in der Medulla oblongata fortgeleitet, dort reflectorisch eine Erregung der Inspirationnerven hervorruft und so Inspirationen herbeiführt oder beschleunigt (L. TRAUBE; vgl. p. 74). 2. reflectorisch-hemmende Fasern für dieselben Nerven, deren centripetal geleitete Erregung also reflectorisch die Thätigkeit der Inspirationsnerven herabsetzt (im Laryngeus superior liegend, — ROSENTHAL, s. p. 73); 3. reflectorisch-trophische (oder secretorische) Fasern für die Zuckerbildung in der Leber, d. h. solche, deren centripetal geleitete Erregung die Nerven reflectorisch anregt, welche die Zuckerbildung einleiten (vgl. p. 141). Diese Fasern haben ihre peripherischen Enden in den Brusthöhle, vielleicht in der Lunge (BERNARD).

Zur bessern Uebersicht sollen hier die Resultate der Durchschneidungs- und Reizungsversuche am Vagus und Accessorius resumirt werden, aus denen man das Vorhandensein dieser Fasergattungen erschlossen hat: 1. Durchschneidung des Accessorius oberhalb seiner Verbindung mit dem Vagus (statt derselben werden gewöhnlich die Accessorius-Wurzeln aus dem Marke „ausgezogen"): lähmt alle vom Vago-Accessorius abhängigen Muskeln (s. oben). Ueber Durchschneidung des Vagus an dieser Stelle und über Reizung eines der beiden Nerven vor ihrer Vereinigung giebt es keine massgebenden Erfahrungen. 2. Durchschneidung des Vagusstammes am Halse: a. lähmt die Muskeln des Kehlkopfes (ebenso die blosse Durchschneidung des Laryngeus inferior), b. beschleunigt die Herzbewegungen, c. verlangsamt die Inspirationsbewegungen, d. unterbricht die Zuckerbildung in der Leber. 3. Reizung des peripherischen Vagusendes am Halse: a. bringt die Muskeln des Kehlkopfs zur Contraction (ebenso die Reizung des peripherischen Endes vom Laryngeus inferior), b. verlangsamt die Herzbewegungen bis zum Stillstand in Diastole, c. soll die glatten Muskeln der Bronchien contrahiren, so dass das Lumen sich etwas verengt (wird vielfach bestritten: DONDERS, WINTRICH, ROSENTHAL, RÜGENBERG), d. bringt Contractionen des Magens, des Darms (?), des Uterus (?) u. s. w. hervor, e. vermehrt die Nierensecretion (?). 4. Reizung des centralen Vagusendes

am Halse: a. beschleunigt die Inspirationsbewegungen bis zur tetanischen Inspiration, b. vermehrt die Zuckerbildung in der Leber. 5. Durchschneidung des Laryngeus superior hat eine geringe Verlangsamung der Inspiration zur Folge (Sklarek), wegen beigemischter motorischer Fasern für die Stimmritze, bes. für den M. cricothyreoideus. 6. Reizung des centralen Endes des Laryngeus superior verlangsamt die Inspirationen bis zum völligen Aufhören der Respiration (Rosenthal).

12. Hypoglossus, der motorische Nerv für sämmtliche Zungenmuskeln.

II. Rückenmarksnerven.

Die vom Rückenmark entspringenden Nerven sind sämmtlich in einem grossen Theil ihres Verlaufes gemischt; jedoch sind sie es nicht von Anfang an, sondern ein jeder entspringt mit zwei Wurzeln, einer vorderen, welche die centrifugalen, und einer hinteren, welche die centripetalen Fasern enthält (Charles Bell); jene heisst daher auch die motorische, diese die sensible Wurzel; letztere besitzt ein Ganglion.

Durchschneidet man demnach sämmtliche vordere Wurzeln einer Seite, so sind die Muskeln der entsprechenden Körperhälfte vollständig gelähmt; durchschneidet man die hinteren, so ist die Körperhälfte unempfindlich. Durchschneidet man bei einem Thiere (Frosch) auf der einen Seite (z. B. rechts) die hinteren, auf der anderen (links) die vorderen Wurzeln der Schenkelnerven, so bleibt es, wenn man das rechte Bein insultirt, unbeweglich, weil es den Schmerz nicht fühlt; verletzt man dagegen das linke, so macht es mit dem rechten abwehrende Bewegungen, während das linke unbewegt bleibt, denn es fühlt den Schmerz im linken Bein, kann aber nur das rechte bewegen. Beim Hüpfen schleppt es auch das rechte Bein wie ein gelähmtes nach, weil es dasselbe nicht fühlt.

Auch die vorderen Wurzeln sollen zuweilen sensible Fasern enthalten (Longet). Dies sind aber nur solche, welche in der hinteren Wurzel aus dem Rückenmark herausgetreten und an der Vereinigungsstelle in die vordere umgebogen sind; daher ist, wenn man die vordere Wurzel zerschnitten hat, auch nur das peripherische Ende empfindlich, und die Sensibilität erlischt ganz, sowie man die hintere Wurzel durchschneidet (Magendie).

Die centrifugalen Fasern der Rückenmarksnerven (in den vorderen Wurzeln enthalten) sind: 1. motorische für sämmtliche quergestreifte Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten, und (wahrscheinlich durch Vermittlung des Sympathicus) für gewisse glatte Muskeln der Eingeweide, z. B. den Detrusor urinae; — 2. vasomotorische Fasern für den grössten Theil der Arterien des Körpers; diese mischen sich jedoch den Nervenstämmen erst nach der Vereinigung mit den Rr. communicantes des Sympathicus bei, stammen also von diesem her (Bernard); — 3. mög-

licherweise auch secretorische und trophische Fasern. — Die centripetalen Fasern sind die sensiblen Nervenfasern für die Empfindung der ganzen Körperoberfläche mit Ausnahme des Gesichts und Vorderkopfes.

Die Vertheilung der verschiedenen motorischen und sensiblen Nerven (für die einzelnen Muskeln und Hautstellen) auf die 31 Wurzelpaare ist aus den Angaben der Anatomie zu entnehmen.

III. Sympathische Nerven.

Die Betrachtung derselben lässt sich nicht gut von der der sympathischen Centralorgane trennen, welche im 13. Capitel behandelt werden; ebendaselbst werden die Gründe dafür angegeben werden.

ZWÖLFTES CAPITEL.

Die peripherischen Endorgane der Nerven.

Die peripherischen Endorgane der centrifugalen Nerven sind erst zum geringsten Theile bekannt. Erst vor Kurzem sind die p. 180 erwähnten Endorgane der motorischen Nerven in den quergestreiften Muskelfasern anatomisch nachgewiesen worden; Physiologisches über dieselben ist noch durchaus nicht ermittelt. Ebensowenig kennt man die Enden der später zu erwähnenden sensiblen Fasern in den Muskeln. Völlig unbekannt sind die Nervenendorgane in den glatten Muskelfasern, in den Drüsen, die Endorgane der trophischen Nerven, u. s. w.

Dagegen sind die peripherischen Endorgane der centripetalen Nerven grösstentheils ziemlich genau untersucht. Ein grosser Theil dieser Endorgane steht mit Vorrichtungen in Verbindung, welche dazu dienen, die zur Erregung der Nerven bestimmten Eindrücke der Aussenwelt (Licht, Schall, Wärme, Bewegung, u. s. w.) in geeigneter Weise den Endorganen zuzuleiten. Dadurch werden Organe gebildet, welche aus den zuleitenden Vorrichtungen und den nervösen Endorganen bestehen, und welche man „Sinnesorgane" nennt. Da die Physiologie der zuleitenden Vorrichtungen sich nicht von der der Endorgane trennen lässt, so wird hier die ganze Physiologie der Sinnesorgane abgehandelt.

I. DAS SEHORGAN.

Im Sehorgan, dem Auge, sind die Nervenendorgane auf einer sphärisch gekrümmten Haut (Retina) angebracht; auf diese Fläche

fallen die zum Sehen bestimmten Lichteindrücke. Die in das Auge fallenden Lichtstrahlen werden durch ein System verschieden brechender Medien so auf die Retina projicirt, dass auf dieser ein verkleinertes, umgekehrtes, objectives Bild der gesehenen Gegenstände entsteht, ähnlich wie in der Camera obscura.

Schema des Auges.

Die brechenden Medien des Auges sind, der Reihe nach wie sie der einfallende Lichtstrahl durchläuft, folgende: 1. die Cornea, 2. der Humor aqueus, 3. die vordere Wand der Linsenkapsel, 4. die Linsensubstanz, 5. die hintere Kapselwand, 6. der Glaskörper. Diesen Medien entsprechen sechs trennende Flächen („*brechende Flächen*“): 1. zwischen Luft und Corneasubstanz (vordere Fläche der Cornea), 2. zwischen Cornea und Humor aqueus (hintere Fläche der Cornea), u. s. w. — Um nun den Gang eines einfallenden Strahles durch das Auge bis zur Retina zu verfolgen, müssen begreiflicherweise gegeben sein: 1. die Brechungsindices sämmtlicher Medien, 2. die Gestalten sämmtlicher brechenden Flächen, 3. die Entfernungen der letzteren von einander und von der Projectionsfläche (Retina).

Hier muss sogleich bemerkt werden, dass die *Linse* kein einfaches brechendes Medium ist; ihre Consistenz und ihr Brechungsvermögen nehmen von aussen nach innen zu, der feste „Linsenkern“ bricht am stärksten. Wenn sich nun auch die Brennweite (s. unten) ohne Weiteres bestimmen lässt, so ist doch das mittlere *Brechungsvermögen* für die Berechnung der Folgen von Gestaltveränderungen wichtig; dasselbe ist mit Zuhülfenahme einiger Annahmen berechnet worden (s. unten).

Indess vereinfacht sich das Problem dadurch bedeutend, dass man mehrere brechende Medien (und Flächen) unberücksichtigt lassen kann. Zunächst ist die Cornea eine parallelwandige Membran, welche vorn und hinten an Flüssigkeiten annähernd gleichen Brechungsvermögens grenzt (vorn die bespülende Thränenflüssigkeit, hinten der Humor aqueus); ein solcher Körper kann aber bekanntlich (wie z. B. eine planparallele, beiderseits von Luft bedeckte Glasplatte, eine Fensterscheibe) dem durchgehenden Lichtstrahl keine neue Richtung geben, sondern ihn nur parallel mit sich selbst ein wenig verschieben. Man kann daher die Cornea ganz vernachlässigen, und so thun als wenn der Humor aqueus bis zur vorderen Corneafläche reichte. — Ferner hat die Linsenkapsel fast genau das Brechungsvermögen der äusseren Linsenschichten, kann also als Verdickung der Linse zu die [illegible] addirt werden.

ZWÖLFTES CAPITEL.

Die peripherischen Endorgane der Nerven.

Die peripherischen Endorgane der centrifugalen Nerven sind erst zum geringsten Theile bekannt. Erst vor Kurzem sind die p. 180 erwähnten Endorgane der motorischen Nerven in den quergestreiften Muskelfasern anatomisch nachgewiesen worden; Physiologisches über dieselben ist noch durchaus nicht ermittelt. Ebensowenig kennt man die Enden der später zu erwähnenden sensiblen Fasern in den Muskeln. Völlig unbekannt sind die Nervenendorgane in den glatten Muskelfasern, in den Drüsen, die Endorgane der trophischen Nerven, u. s. w.

Dagegen sind die peripherischen Endorgane der centripetalen Nerven grösstentheils ziemlich genau untersucht. Ein grosser Theil dieser Endorgane steht mit Vorrichtungen in Verbindung, welche dazu dienen, die zur Erregung der Nerven bestimmten Eindrücke der Aussenwelt (Licht, Schall, Wärme, Bewegung, u. s. w.) in geeigneter Weise den Endorganen zuzuleiten. Dadurch werden Organe gebildet, welche aus den zuleitenden Vorrichtungen und den nervösen Endorganen bestehen, und welche man „Sinnesorgane" nennt. Da die Physiologie der zuleitenden Vorrichtungen sich nicht von der der Endorgane trennen lässt, so wird hier die ganze Physiologie der Sinnesorgane abgehandelt.

I. DAS SEHORGAN.

Im Sehorgan, dem Auge, sind die Nervenendorgane auf einer sphärisch gekrümmten Haut (Retina) angebracht; auf diese Fläche

fallen die zum Sehen bestimmten Lichteindrücke. Die in das Auge fallenden Lichtstrahlen werden durch ein System verschieden brechender Medien so auf die Retina projicirt, dass auf dieser ein verkleinertes, umgekehrtes, objectives Bild der gesehenen Gegenstände entsteht, ähnlich wie in der Camera obscura.

Schema des Auges.

Die brechenden Medien des Auges sind, der Reihe nach wie sie der einfallende Lichtstrahl durchläuft, folgende: 1. die Cornea, 2. der Humor aqueus, 3. die vordere Wand der Linsenkapsel, 4. die Linsensubstanz, 5. die hintere Kapselwand, 6. der Glaskörper. Diesen Medien entsprechen sechs trennende Flächen („brechende Flächen"): 1. zwischen Luft und Corneasubstanz (vordere Fläche der Cornea), 2. zwischen Cornea und Humor aqueus (hintere Fläche der Cornea), u. s. w. — Um nun den Gang eines einfallenden Strahles durch das Auge bis zur Retina zu verfolgen, müssen begreiflicherweise gegeben sein: 1. die Brechungsindices sämmtlicher Medien, 2. die Gestalten sämmtlicher brechenden Flächen, 3. die Entfernungen der letzteren von einander und von der Projectionsfläche (Retina).

Hier muss sogleich bemerkt werden, dass die Linse kein einfaches brechendes Medium ist; ihre Consistenz und ihr Brechungsvermögen nehmen von aussen nach innen zu, der feste „Linsenkern" bricht am stärksten. Wenn sich nun auch die Brennweite (s. unten) ohne Weiteres bestimmen lässt, so ist doch das mittlere Brechungsvermögen für die Berechnung der Folgen von Gestaltveränderungen wichtig; dasselbe ist mit Zuhülfenahme einiger Annahmen berechnet worden (s. unten).

Indess vereinfacht sich das Problem dadurch bedeutend, dass man mehrere brechende Medien (und Flächen) unberücksichtigt lassen kann. Zunächst ist die Cornea eine parallelwandige Membran, welche vorn und hinten an Flüssigkeiten annähernd gleichen Brechungsvermögens grenzt (vorn die bespülende Thränenflüssigkeit, hinten der Humor aqueus); ein solcher Körper kann aber bekanntlich (wie z. B. eine planparallele, beiderseits von Luft bedeckte Glasplatte, eine Fensterscheibe) dem durchgehenden Lichtstrahl keine neue Richtung geben, sondern ihn nur parallel mit sich selbst ein wenig verschieben. Man kann daher die Cornea ganz vernachlässigen, und so thun als wenn der Humor aqueus bis zur vorderen Corneafläche reichte. — Ferner hat die Linsenkapsel fast genau das Brechungsvermögen der äusseren Linsenschichten, kann also als Verdickung der Linse zu dieser hinzuaddirt werden.

Es bleiben demnach nur drei brechende Medien übrig, nämlich Humor aqueus, Linse und Glaskörper, somit drei brechende Flächen: vordere Corneafläche, vordere und hintere Linsenfläche.

Folgendes sind nun die für das „mittlere" Auge (s. unten) ermittelten Zahlen (LISTING): a. die brechenden Flächen sind Kugelflächen von folgenden Radien:

1. Vordere Hornhautfläche ca. 8^{mm}
2. Vordere Linsenfläche - 10^{mm}
3. Hintere Linsenfläche - 6^{mm}

b. Die Entfernungen betragen:

1. zu 2.: ca. 4^{mm}
2. zu 3. („Linsenaxe"): ca. 4^{mm}
3. zu Retina: ca. 13^{mm}

c. Die Brechungsindices sind (der d. Luft = 1 gesetzt):

für den Humor aqueus $^{103}/_{77}$
- die Linse (im Mittel, s. p. 257) = $^{16}/_{11}$
- den Glaskörper = $^{103}/_{77}$.

Humor aqueus und Glaskörper haben also (annähernd) gleiches Brechungsvermögen.

Die Resultate der genauesten Messungen dieser Grössen (BREWSTER, beide KRAUSE, HELMHOLTZ) können hier nicht Aufnahme finden; nur die Methoden mögen kurz angedeutet werden. Die Brechungsindices werden nach bekannten optischen Methoden an den Medien ausgeschnittener Augen bestimmt; ebenso können die Entfernungen der brechenden Flächen nur an der Leiche gemessen werden. Die Bestimmung der Krümmungsradien indess muss womöglich am lebenden Auge geschehen, weil die Formen sich mannigfach (s. unten) verändern. Dies geschieht nach folgender, sehr genauen Methode (HELMHOLTZ): Nach einfachen geometrischen Principien lässt sich der Radius einer Kugelfläche berechnen, wenn man in gemessener Entfernung einen (linear gestalteten) Körper von bekannter Länge aufstellt, und nun dessen in der Kugelfläche gespiegeltes Bild misst. Letztere Messung geschieht folgendermaassen: man betrachtet das z. B. in der Cornea gespiegelte Bild (das wir horizontal denken wollen) durch eine dicke Glasplatte; diese ist durch einen horizontalen Schnitt in zwei Hälften gespalten, welche um eine gemeinsame, verticale Axe drehbar sind. So lange die Platte senkrecht von den Strahlen getroffen wird, erscheint das Spiegelbild unverrückt; dreht man nun aber die beiden Plattenhälften um ihre Axe, nach entgegengesetzten Seiten (so dass sie von oben gesehen sich kreuzen), so wird eine jede schräg von den Strahlen getroffen, und dadurch das Bild in horizontaler Richtung verschoben; die beiden Platten verschieben das Bild nach entgegengesetzter Richtung, es entstehen also zwei Bilder. Hat man nun so lange die Platten gedreht, bis das Bild durch eine jede grade um die Hälfte seiner Länge verschoben ist, so dass die entgegengesetzten Endpuncte beider Bilder sich berühren (das eine Bild erscheint dann als Verlängerung des andern), so lässt sich

die Länge des Bildes aus dem Winkel, den beide Platten mit einander machen, auf das Genaueste berechnen, wenn man die Dicke und den Brechungsindex der Platten kennt; der die Platten tragende Apparat, an welchem sich zugleich der Winkel ablesen lässt, heisst „Ophthalmometer."

Construction der Bildes.

Mit Hülfe dieser Angaben lässt sich nun nach bekannten Gesetzen der Optik der Gang jedes einfallenden Strahles durch das Auge construiren, und demnach auch für jeden Punct eines vor dem Auge befindlichen Objectes der „Bildpunct" bestimmen (d. h. der Punct, in welchem sich alle von einem Objectpunct ausgegangenen Strahlen nach der Brechung wieder schneiden. Dass ein solches Schneiden in Einem Puncte wirklich stattfindet, wenn die Strahlen vor der Brechung von Einem Puncte ausgingen [„homocentrische Strahlen"], und wenn die brechenden Flächen eine gemeinsame Axe haben [„centrirt sind"], lehrt ein optisches Gesetz, dessen Beweis hier nicht gegeben werden kann).

Zur Erleichterung des Verständnisses mögen hier die Regeln kurz recapitulirt werden, nach welchen man den Gang eines gebrochenen Strahles und den Bildpunct eines Objectpunctes construiren kann.

Das Brechungsgesetz lautet: Wenn ein Lichtstrahl aus einem Medium in ein anderes übergeht, so ändert er in der Regel an der Uebergangsstelle seine Richtung und zwar verhalten sich die Sinus des Einfallswinkels*) und des Brechungswinkels umgekehrt wie zwei Constanten des 1. u. 2. Mediums, die Brechungsindices. (Der Brechungsindex des dichteren Mediums ist grösser als der des dünneren; daher ist, wenn der Strahl aus einem dünneren in ein dichteres Medium übergeht, der Brechungswinkel kleiner als der Einfallswinkel, — der Strahl nähert sich also dem Einfallsloth).

Aus dem Brechungsgesetze ergeben sich, zum Theil unmittelbar, zum Theil durch Ableitungen, auf die hier nicht eingegangen werden kann, folgende Sätze: 1. ein senkrecht zur brechenden Fläche auffallender Strahl wird nicht gebrochen, geht also gradlinigt hindurch; ist die brechende Fläche eine Kugelfläche, so ist das Loth für jeden Einfallspunct selbstverständlich der durch diesen Punct gehende Radius; ein Strahl also, dessen Verlängerung durch den Mittelpunct der sphärischen brechenden Fläche gehen würde, wird nicht gebrochen; den Mittelpunct nennt man Knotenpunct und jeden durch ihn gehenden, also ungebrochenen Strahl einen Hauptstrahl. — 2. (Die beiden folgenden Sätze gelten in aller Genauigkeit nur für brechende Flächen von parabolischer Krümmung, annähernd aber auch für sphärische, namentlich wenn sie nur kleine Stücke der Kugeloberfläche darstellen, also in ihrer Krümmung nicht sehr von der parabolischen abweichen): Alle von Einem Puncte ausgehenden („homocentrischen")

*) Einfallswinkel und Brechungswinkel heissen die beiden Winkel, welche der einfallende und der gebrochene Strahl mit dem Einfallsloth machen, d. h. mit der Linie, welche im Einfallspunct senkrecht auf der Grenzfläche beider Medien („brechende Fläche") steht. Der gebrochene Strahl liegt mit dem einfallenden und dem Einfallsloth in Einer Ebene.

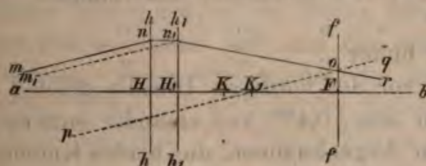
Strahlen vereinigen sich nach der Brechung wiederum in einem Puncte (bereits oben erwähnt); der letztere heisst das „Bild“ oder der „Bildpunct“ des ersteren. Liegen mehrere Objectpuncte in Einer, zur Axe*) senkrechten Ebene, so liegen auch die Bildpuncte in Einer, zur Axe senkrechten Ebene. Liegt der Objectpunct in der Axe, so liegt auch sein Bildpunct in derselben. — 3. Liegt der Objectpunct in der Axe unendlich weit entfernt, sind also die einfallenden Strahlen unter sich und mit der Axe parallel, so nennt man den (in der Axe liegenden) Vereinigungspunct den Brennpunct. Anders gerichtete parallele Strahlen (deren Ausgangspunct also ebenfalls unendlich weit entfernt, aber nicht in der Axe liegt) müssen daher ihren Vereinigungspunct in einer zur Axe senkrechten Ebene haben, welche durch den Brennpunct geht, diese Ebene nennt man die Brennebene. — 4. Einfallender und gebrochener Strahl, und ebenso Object- und Bildpunct sind reciproke Begriffe, d. h. denkt man sich das Licht von dem zweiten Medium in das erste übergehen und in der Richtung des vorher gebrochnen Strahles einfallen, so hat jetzt der gebrochene Strahl die Richtung des früher einfallenden; ebenso ist, wenn von der Stelle des Bildpunctes Strahlen ausgehen, ihr Vereinigungspunct der frühere Objectpunct.

Mit Hülfe dieser Sätze lassen sich nun leicht die vorliegenden Aufgaben lösen: 1. Construction des gebrochenen Strahls: Ist hh die (sphärische) brechende Fläche, ab die Axe, K der Knotenpunct, F der Brennpunct, ff die Brennebene, und mh der einfallende Strahl, so braucht man, um den gebrochenen Strahl zu construiren, nur noch einen Punct desselben aufzufinden, den man dann mit h zu verbinden hat. Man benutzt dazu einen mit mh parallelen Strahl, der zugleich ein Hauptstrahl ist, d. h. man zieht durch K zu mh eine Parallele, pq. Nach Satz 1. geht pq als Hauptstrahl ungebrochen durch; ferner sagt Satz 3., dass zwei parallele Strahlen sich nach der Brechung in einem Puncte der Brennebene schneiden müssen; folglich ist der Schneidepunct o beiden durchgegangenen Strahlen gemeinschaftlich, also o ein Punct des gebrochenen Strahls zu mh, und hr der gesuchte gebrochne Strahl. — 2. Construction des Bildpuncts zu einem Objectpunct. Ist O der Objectpunct, so braucht man nur für zwei beliebige von O ausgehende Strahlen wie oben die gebrochnen Strahlen zu construiren: ihr Durchschnittspunct ist dann nach Satz 2. der Bildpunct. Am bequemsten jedoch sind folgende beide Strahlen: a. der Hauptstrahl Os, der ungebrochen hindurchgeht, b. der mit der Axe parallele Strahl Op, welcher (Satz 3.) nach der Brechung

*) Als Axe bezeichnet man eine bestimmte durch den Knotenpunct und die brechende Fläche gehende Linie; von den unendlich vielen Linien, die als Axe genommen werden können, wählt man bei sphärischen Flächen die, welche durch die Mitte des Kugelabschnittes geht, bei anderen, z. B. parabolischen, die geometrische Axe. Der Punct, in welchem die Axe die brechende Fläche schneidet, heisst Hauptpunct.

durch den Brennpunct F gehen muss, also die Richtung pt nimmt. Der Durchschnittspunct von Os und pt, der Punct B, ist der gesuchte Bildpunct.

Hat man nun, wie im Auge, mehr als zwei brechende Medien hintereinander, also mehrere brechende Flächen, so könnte man einen gegebenen Strahl in der Weise durch das ganze System hindurch verfolgen, dass man bei jeder neuen brechenden Fläche die oben angegebene Construction wiederholt. Dies Verfahren ist aber äusserst complicirt, und lässt sich durch ein sehr einfaches ersetzen, wenn die brechenden Flächen, wie im Auge, eine gemeinsame Axe haben („centrirt" sind). Die brechenden Eigenschaften eines solchen centrirten Systems kann man sich nämlich jedesmal repräsentirt denken durch zwei brechende Flächen von einander durchaus gleichen Eigenschaften, die in einem gewissen Abstande von einander stehen, die aber so sich verhalten, dass die auf die erste auffallenden Strahlen nicht von dieser, sondern erst von der zweiten gebrochen werden; zwischen beiden werden die Strahlen nur parallel mit sich selbst verschoben, und zwar so, als ob sie auf die entsprechenden Puncte der zweiten Fläche auffielen. Hieraus ergiebt sich nun auf das einfachste die Construction. Es sei ab die Axe, hh die erste Fläche*) und K ihr Knotenpunct, h_1h_1 die zweite und K_1 ihr Knotenpunct („der zweite Knotenpunct"), F der Brennpunct für die zweite Fläche, also für das ganze System, ff die Brennebene; soll man nun für den einfallenden Strahl mn den gebrochenen construiren, so wird er zuerst parallel mit sich selbst nach m_1n_1 verschoben, und nun wie oben construirt, als ob m_1n_1 der einfallende Strahl und h_1h_1 die brechende Fläche wäre; es ist also n_1r der das System verlassende gebrochene Strahl.



Ist ferner O ein Objectpunct, zu dem der Bildpunct gefunden werden soll, so werden beide Constructionsstrahlen, der der Axe parallele Strahl Op und der Hauptstrahl OK so parallel mit sich selbst verschoben, dass sie auf entsprechende Puncte des zweiten Systems auffallen, es fällt also Op in O_1p_1, und OK nach O_1K_1. Die weitere Construction ergiebt nun wie oben als Bildpunct den Punct B.**)



Für jedes System brechender Medien, also auch für das Auge, muss man nach der eben gegebenen Darstellung die Lage und optischen Constanten der beiden Flächen hh und h_1h_1 kennen, um

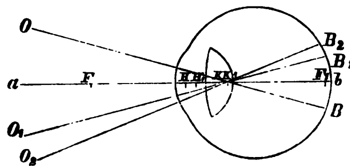
*) Alles hier Angegebene gilt in aller Strenge nur von Strahlen, die sehr nahe der Axe die brechenden Flächen treffen, in einem Bereich, in welchem diese als Ebenen betrachtet werden können. Man nimmt daher auch die beiden supponirten brechenden Flächen als Ebenen an, und nennt sie, weil sie durch die Hauptpuncte H und H_1 gehen, Hauptebenen.

**) Der Beweis für die Richtigkeit der angegebenen Construction und die Art der Ableitung kann hier nicht gegeben werden. Man findet ihn bei Listing, R. Wagner's Handwörterb. d. Physiol. IV. 466—485.

jeden einfallenden Strahl hindurch verfolgen und zu jedem Objectpunct den Bildpunct finden zu können; mit anderen Worten: man muss die Lage der fünf „Cardinalpuncte" auf der Axe kennen, nämlich der beiden Hauptpuncte H und H_1, der beiden Knotenpuncte K und K_1, und des Brennpunctes F_1 zu H_1 und K_1. Diese Lagen lassen sich aus den p. 258 angedeuteten Zahlen (Form und Distanz der brechenden Flächen; Brechungsindices der Medien) berechnen. Die Berechnung ergiebt nun für das Auge (LISTING, HELMHOLTZ) folgende mittlere Lage der Cardinalpuncte (d. h. abgesehen von den Veränderungen durch die Accommodation, s. unten):

1. Hauptpunct 2,1746^{mm} hinter der vorderen Hornhautfläche
2. Hauptpunct 2,5724^{mm} „ „ „ „
1. Knotenpunct 0,7850^{mm} vor der hinteren Linsenfläche
2. Knotenpunct 0,3602^{mm} „ „ „ „
[2.] Brennpunct*) 14,6470^{mm} hinter „ „ „
[1. Brennpunct*) 12,8326^{mm} vor der vorderen Hornhautfläche].

Die beiden Hauptpuncte liegen also, 0,4^{mm} von einander entfernt, etwa in der Mitte der vorderen Augenkammer, die beiden Knotenpuncte ebenfalls 0,4^{mm} von einander, im hinteren Theile der Linse, der (2.) Brennpunct sehr nahe oder in der Retina (vgl. unten). Die Entfernung der beiden Knotenpuncte von einander ist so gering, dass man für Veranschaulichungszeichnungen sie ohne grossen Fehler in Einen vereinigen, also die Hauptstrahlen einfach geradlinigt zeichnen kann. Man findet demnach, unter der Voraussetzung, dass alle Bildpuncte auf der Retina liegen (hierüber s. unten bei der Accommodation) für jeden Objectpunct einfach den Bildpunct, indem man von jenem aus eine gerade Linie durch den Knotenpunct auf die Retina zieht. Solche Linien nennt man Richtungslinien oder Sehstrahlen, und die vereinigten Knotenpuncte den Kreuzungspunct der Richtungslinien; den Winkel, den zwei Sehstrahlen mit einander bilden, nennt man Sehwinkel. — Will



*) Absichtlich ist bis hierher die Erwähnung des sog. „ersten" Brennpunctes vermieden worden, weil er für die obigen Constructionen entbehrlich ist. Man versteht darunter den Punct vor der brechenden Fläche (hh), dessen Strahlen durch die Brechung unter sich und der Axe parallel werden. Dieser Punct liegt ebensoweit vor H, als der andre (zweite) Brennpunct hinter K resp. K_1. — Es ergiebt sich leicht, dass man für die obigen Constructionen ebensogut diesen ersten Brennpunct zu Hülfe nehmen kann, wie oben den zweiten.

man ermitteln, in welcher Richtung der zu einem Bildpuncte gehörige Objectpunct liegt, so braucht man nur umgekehrt eine grade Linie (einen Sehstrahl) vom Bildpunct aus durch die vereinigten Knotenpuncte zu legen, und nach aussen zu verlängern.

Netzhautbilder bei unveränderlichem Auge.

Fallen nun von einem Gegenstande (Object) Lichtstrahlen in das Auge, so entspricht jedem einzelnen Puncte des Objects ein bestimmter Bildpunct. Die Bildpuncte geben zusammen ein dem Object entsprechendes, natürlich umgekehrtes Bild. Dieses Bild kann aber nur dann zum Bewusstsein kommen, wenn es gerade in die Retinafläche fällt. Nun ist es aber klar, dass für ein bestimmtes, unveränderliches Auge es nur eine einzige Fläche geben kann, deren Bild genau in die Retina fällt; Gestalt und Entfernung dieser Fläche lassen sich aus den optischen Grössen des Auges berechnen. Jeder Objectpunct, der nicht in dieser Fläche liegt, hat seinen Bildpunct nicht in der Retina, sondern entweder vor oder hinter derselben. In beiden Fällen durchschneidet die Retina den Kegel der von dem Objectpuncte ausgegangenen, gebrochenen Strahlen, im ersten Falle *nach*, im zweiten *vor* ihrer Vereinigung zum Bildpuncte; in beiden Fällen entsteht also auf der Retina statt des Bildpunctes ein sog. „*Zerstreuungskreis*", d. h. eine kleine beleuchtete Kreisfläche, ein Durchschnitt des Strahlenkegels. — Hieraus ergiebt sich, dass strenggenommen ein unveränliches Auge nur flächenhafte Objecte von ganz bestimmter Entfernung deutlich sehen kann; alle Objecte oder Theile von Objecten, welche ausserhalb dieser Fläche liegen, haben ein undeutliches, „verwaschenes" Bild („Zerstreuungsbild"), in welchem jedem Objectpuncte ein Zerstreuungskreis statt eines Bildpunctes entspricht.

Die Grösse des Zerstreuungskreises hängt ceteris paribus ab von dem Umfange des in das Auge gelangenden Strahlenkegels, dieser aber wiederum von der Weite der Pupille, deren Rand den Strahlenkegel begrenzt. Verengt sich daher die Pupille (s. unten), oder ersetzt man sie durch eine kleine vor das Auge gebrachte Oeffnung, z. B. durch ein Loch in einem Kartenblatt, so wird cet. par. der Zerstreuungskreis kleiner, das Zerstreuungsbild also schärfer. Ersetzt man die Pupille durch zwei kleine Oeffnungen, bringt man z. B. vor das Auge ein Kartenblatt mit zwei Nadelstichen, deren Abstand kleiner ist als der Durchmesser der Pupille, so werden aus dem grossen Strahlenkegel gleichsam zwei kleinere ausgeschnitten, und auf der Retina entstehen, statt Eines Zerstreuungskreises, zwei kleinere. Ein Object, das so zum Auge gestellt ist, dass es ein Zerstreuungsbild

auf die Retina wirft, muss daher in diesem Falle zwei Zerstreuungsbilder geben, also doppelt gesehen werden (Versuch des Pater SCHEINER, vgl. unten).

Accommodation.

Die tägliche Erfahrung lehrt aber, dass ein normales Auge Gegenstände fast in jeder Entfernung deutlich sehen kann; es muss also nothwendig eine Vorrichtung gegeben sein, welche das Auge zu verändern vermag, und welche vom Willen abhängig ist. Die Veränderungen des Auges, welche sie hervorbringt, nennt man die „Accommodation". — Für welche Entfernung das Auge eingerichtet ist, wenn jede active Accommodationsthätigkeit fehlt, weiss man nicht sicher. Man glaubte früher, dass das ruhende Auge für die weiteste Ferne accommodirt sei (mit anderen Worten, dass der Brennpunct in die Retina fällt; vgl. p. 262), weil beim plötzlichen Oeffnen der lange geschlossenen Augenlider dieser Zustand vorhanden ist (VOLKMANN); jetzt indess nimmt man an, dass das ruhende Auge für eine gewisse mittlere Entfernung accommodirt ist, weil man beim Sehen in die weiteste Ferne dasselbe Gefühl der Anstrengung wahrnimmt, wie beim Sehen in die äusserste Nähe. Dieser Annahme zufolge muss man zwei Richtungen der Accommodationsveränderungen anerkennen, eine für die Nähe (positive Acc.) und eine für die Ferne (negative Acc.)

Folgende Veränderungen am Auge könnten zur Accommodation dienen: 1) Veränderungen der Brechungsexponenten der Augenmedien, 2) Verschiebung der Projectionsfläche (Retina), analog der künstlichen Accommodation in der Camera obscura, 3) Veränderungen der Gestalt der brechenden Flächen. — Die ad 1) genannten kommen selbstverständlich nicht vor. Verschiebung der Retina in der Richtung der Augenaxe wäre möglich durch seitliche Compression des Bulbus mittels der graden Augenmuskeln; dieser Einfluss, den man früher zur Erklärung der Accommodation annahm, kann jedoch nicht wesentlich sein, da auch im ausgeschnittenen Auge noch Accommodationsveränderungen hervorgerufen werden können. Es müssen daher Veränderungen in der Gestalt der brechenden Flächen möglich sein, und diese sind in der That nachgewiesen, und zwar an der Linse. Bei der positiven Accommodation werden nämlich ihre Flächen, namentlich die vordere, stärker gewölbt, besonders der von der Iris nicht bedeckte Theil, der sich durch die Pupille hervorwölbt (CRAMER).

Bewiesen werden diese Veränderungen namentlich durch folgenden Ver-

such: Stellt man seitlich vom Auge eine Lichtflamme auf, und blickt von der andern Seite her in das Auge hinein, so bemerkt man drei deutliche, durch Reflex von den brechenden Flächen des Auges entstehende Bildchen der Flamme: das erste aufrecht (virtuell), gebildet von der vorderen Corneafläche, das zweite ebenfalls aufrecht, aber viel schwächer, gebildet von der vorderen Linsenfläche, das dritte hell und verkehrt, gebildet von der hinteren Linsenfläche. Fixirt jetzt das Auge einen nahen Gegenstand, so wird das zweite Bildchen bedeutend kleiner und nähert sich etwas dem ersten, ein Zeichen, dass die vordere Linsenfläche stärker convex wird und nach vorn rückt. Die umgekehrten Veränderungen treten ein, wenn das Auge in die Ferne starrt. (PURKINJE-SANSON'scher Versuch, CRAMER).

Die positive Accommodation geschieht hauptsächlich durch den M. tensor chorioïdeae (M. ciliaris, BRÜCKE'scher Muskel). Dieser besteht aus radiären und circulären Fasern. Die ersteren, welche die Hauptmasse bilden, entspringen vorn von der Umschlagsstelle der Membrana Descemetii, da wo sie von der Cornea auf die Iris übergeht (Lig. iridis pectinatum) und setzen sich an die Processus ciliares der Chorioïdea an; die circulären Fasern, welche nach innen von den ersteren im vordersten Theile des Muskels liegen, umgeben den Rand der Linse. Die radiären Fasern ziehen für sich den vorderen Rand der Chorioïdea nach vorn, dadurch ziehen sie die Chorioïdea wie einen Beutel um den Glaskörper zusammen, so dass dieser die Linse nach vorn drängt. Diese kann aber nicht frei ausweichen, denn ihr Rand wird durch die vordere Ursprungsstelle der radiären Fasern festgehalten, oder selbst nach hinten gezogen (der äussere Rand der Iris ist nämlich mit der Ursprungsstelle verwachsen und liegt grade vor dem Linsenrande). Hierdurch muss nothwendig die vordere Linsenfläche convexer werden, die hintere aber sich abflachen. Diese Wirkung wird noch verstärkt durch die Zusammenziehung der circulären Fasern, welche die Linse vom Rande her zusammenpressen, also die Convexität ihrer beiden Flächen vermehren, so dass sie dicker wird. Da durch die Wirkung der Radialfasern zugleich die Zonula Zinnii erschlafft werden muss, deren Spannung in der Ruhe den Linsenrand nach hinten und aussen zieht, also die Linse abflacht (HELMHOLTZ), so wird auch dadurch ein Dickerwerden der Linse bewirkt.

Auch die Iris ist bei der positiven Accommodation betheiligt: passiv dadurch, dass sie durch die stärkere Wölbung der vorderen Linsenfläche ebenfalls stärker gewölbt wird, denn der Pupillarrand der Iris liegt der Linsenkapsel unmittelbar auf (Beweis: das Fehlen seines Schlagschattens auf der Linse); — activ dadurch, dass sich die Pupille verengt (über die Bewegungen der Iris s. unten).

Letztere Bewegung scheint nicht zur Accommodation nothwendig zu sein; denn diese ist auch bei fehlender oder gespaltener Iris möglich. Ihr Sinn ist vielleicht darin zu suchen, dass bei einer stärker gewölbten Linse die sphärische Abweichung grösser wird und daher eine umfangreichere Abblendung der Randstrahlen erforderlich ist.

Der Apparat für die negative Accommodation, wenn eine solche existirt (p. 264), ist noch gänzlich unbekannt. Möglicherweise wird hier eine Verkürzung der Augenaxe durch die Augenmuskeln zu Hülfe genommen. Kurzsichtige (s. unten) bewerkstelligen eine solche sehr gern durch Fingerdruck von vorn.

Ueber die ziemlich geringe Geschwindigkeit der Accommodation fehlt es an übereinstimmenden Angaben.

Die Nerven für den Accommodationsapparat sind noch nicht bekannt; der Oculomotorius kann gelähmt sein, ohne dass das Accomodationsvermögen aufhört (v. Gräfe). Zwischen den Nerven für die Accommodation, die Iris und die äusseren Augenmuskeln scheint ein noch wenig erforschter centraler Connex zu bestehen. Hierfür spricht: 1. das Verhalten der Pupille bei der Accommodation (s. oben); 2. mit Rotation der Bulbi nach innen ist Verengerung der Pupillen (s. u.) und unwillkürliche positive Accommodation verbunden (Czermak); 3. das Atropin, welches die Pupille erweitert (s. unten), lähmt zugleich die positive Accommodation; umgekehrt soll die Calabar-Bohne die Pupille verengen und krampfhafte Accommodation für die Nähe bewirken (Robertson).

In vielen sonst vollkommen normalen Augen liegt der Brennpunct nicht an der normalen Stelle (d. h. in der Retina, nach der einen Ansicht), sondern entweder zu weit nach vorn (Myopie) oder zu weit nach hinten (Hypermetropie). Hierdurch, häufig ausserdem durch Unvollkommenheit des Muskelapparats, ist das Accommodationsvermögen auf einen geringen Umfang beschränkt. Augen der ersten Art, welche stets nur für geringe Entfernungen accommodiren können, nennt man kurzsichtige; die der letzteren, die für die Nähe nicht accommodiren können, weitsichtige. Solche Augen müssen für die Entfernungen, für welche sie nicht accommodiren können, eine künstliche Accommodation zu Hülfe nehmen, am besten dadurch, dass sie die zu grosse oder zu geringe Krümmung ihrer Linse durch ein vor das Auge gesetztes Glas („Brillenglas“) corrigiren; dasselbe muss natürlich im ersten Falle (bei Kurzsichtigen) concav, im zweiten (bei Weitsichtigen) convex sein. — Um den Grad der Kurz- oder Weitsichtigkeit zu bezeichnen, bestimmt man die nächste und die weiteste Entfernung, für welche accommodirt werden kann (Nahepunct und Fernpunct); die Strecke zwischen beiden heisst die Weite des deutlichen Sehens. Die einfachste Art dieselbe zu messen, ist die Prüfung, in welchen Entfernungen das Auge einen Gegenstand, den man nähert und entfernt, deutlich erkennen, eine Schrift z. B. lesen kann. Diese Methode ist jedoch deshalb ungenau, weil in der Ferne das Kleinerwerden des Sehwinkels (s. unten) die Gegenstände schwerer erkennbar macht. Viel besser ist es, direct zu bestimmen, in welchen Entfernungen ein Gegenstand ein deutliches und in welchen er ein Zerstreuungsbild auf die Retina wirft. Hierzu bietet

der SCHEINER'sche Versuch (p. 263) das einfachste Mittel. Betrachtet man einen Gegenstand (z. B. einen Stecknadelknopf) durch zwei nahe bei einander befindliche Löcher in einem Kartenblatt, so erscheint er nach dem dort Gesagten einfach, sobald das Auge genau für ihn accommodirt ist, sonst dagegen doppelt. Nähert und entfernt man also den Gegenstand, so ist die Strecke, in welcher er einfach gesehen wird, die Weite des deutlichen Sehens. Hierauf gründen sich verschiedene, namentlich zur Auswahl von Brillengläsern dienende Apparate, die sog. „Optometer". Das verbreitetste (STAMPFER'sche) benutzt als Object einen beleuchteten Spalt, dessen Entfernung vom Auge geändert und zugleich gemessen werden kann. — Mit zunehmendem Alter, schon vom 15. Jahre an (MAC-GILLAVRY) nimmt das Accommodationsvermögen für die Nähe ab, vermuthlich durch Härterwerden der Linse (DONDERS).

Iris und Pupille.

Als Diaphragma zur Abblendung der Randstrahlen (analog den Diaphragmen optischer Linseninstrumente), sowie zur Regulirung der in's Auge dringenden Lichtmenge, endlich als Beihülfe zur Accommodation, dient die Iris mit ihrer centralen Oeffnung, der Pupille. Die Weite der letzteren wird bestimmt durch den Contractionszustand der beiden antagonistischen Irismuskeln, des Sphincter und Dilatator pupillae. Ersterer bildet eine Ringfaserschicht um die Pupille, letzterer hat radial gerichtete Fasern; jener ist vom Oculomotorius, dieser vom Sympathicus abhängig. Werden beide oder ihre Nerven gleich stark gereizt, so überwiegt der Sphincter, so dass sich die Pupille verengt. Für gewöhnlich sind beide Nerven in einem gewissen Erregungszustande (Tonus), denn wenn einer derselben durchschnitten wird, so erhält der vom andern beherrschte Muskel das Uebergewicht. Durchschneidet man den Sympathicus (am Halse), so verengt sich die Pupille, würde man den Oculomotorius durchschneiden, so würde sie sich erweitern.

Bewegungen der Iris treten hauptsächlich unter folgenden Umständen ein: 1. Verengerung der Pupille durch Reizung des Oculomotorius: a. reflectorisch bei jeder Erregung des Opticus; die Pupille ist daher um so enger, je intensiveres Licht in das Auge fällt, hierdurch wird die Beleuchtung der Retina einigermaassen regulirt; auch mechanische, electrische, und dgl. Reizung des Opticus hat denselben Erfolg. Reizung Eines Opticus genügt, um beide Oculomotorien reflectorisch zu erregen; wird daher Ein Auge stark beleuchtet, so verengt sich auch die Pupille des anderen. b. reflectorisch bei Reizung des ersten und zweiten Trigeminus-Astes (BUDGE); c. als „Mitbewegung" bei Drehung der Bulbi nach innen oder innen und oben; da die Augen im Schlafe diese

Stellung einzunehmen pflegen, so ist auch im Schlafe die Pupille verengt; die Verengerung soll aber hier auch ohne Einwärtsdrehung der Augen eintreten; — d. als „Mitbewegung" bei Reizung der Nerven für die positive Accommodation (s. p. 265 f.). — 2. Verengerung der Pupille durch Lähmung des Sympathicus, wird durch Vergiftung mit Nicotin bewirkt. Eine Erweiterung geht vorher, herrührend von Reizung der Sympathicusfasern vor der Lähmung. 3. Verengerung durch Beleuchtung der Iris (hierüber s. p. 191). — 4. Erweiterung der Pupille durch Lähmung des Sphincter (Oculomotorius) oder Reizung des Dilatator (Sympathicus) tritt auf bei der localen oder allgemeinen Einwirkung gewisser Narcotica, namentlich des Atropins. Da die Wirkung auch am ausgeschnittenen Auge eintritt, so muss man annehmen, dass das Gift auf die Muskeln direct oder auf die intramuscularen Nervenenden einwirkt. Unter den beiden bezeichneten Möglichkeiten (Lähmung des Sphincter oder Reizung des Dilatator), welche von Einigen als gleichzeitig wirkend angenommen werden, ist nach Anderen erstere allein anzunehmen; denn Atropin wirkt auch dann noch, wenn durch lange vorher geschehene Durchschneidung des Sympathicus dessen peripherische Enden degenerirt sind (BRAUN). Da indess in Fällen blosser (pathologischer) Oculomotoriuslähmung die Erweiterung nie so stark ist, als bei Atropinvergiftung (selbst mit vorhergehender Sympathicusdurchschneidung), so ist es wahrscheinlich, dass noch andere Nerven (vielleicht Trigeminus) auf die Pupille erweiternd oder verengend einwirken. — Die Erweiterung hält Tage oder Wochen lang an; die Pupille des andern Auges ist während dieser Zeit verengt, weil in das narcotisirte Auge durch die weite Pupille mehr Licht als normal fällt (vgl. 1. a.).

Abweichungen und Eigenthümlichkeiten des Auges.

Aus dem bisher Gesagten ergiebt sich, wie von jedem vor dem Auge innerhalb der Weite des deutlichen Sehens befindlichen Gegenstande ein scharfes, verkleinertes, umgekehrtes Bild auf der Retina erzeugt werden kann. Indessen wird die vollkommen fehlerlose Ausführung desselben durch gewisse Eigenschaften des Auges verhindert, die es mit den meisten optischen Instrumenten theilt, nämlich:

1. Die chromatische Abweichung. Weisses Licht wird bekanntlich durch die Brechung in seine farbigen Componenten zerlegt, weil diese verschiedene Brechbarkeit besitzen. Geht daher von einem Objectpuncte weisses Licht aus, so muss derselbe im Auge statt eines einzigen eine Reihe von hinter einander liegenden Bildpuncten haben, der vorderste für die brechbarsten (violetten), der hinterste für die am wenigsten brechbaren (rothen) Strahlen. Das Auge kann daher für einen weissen Punct nie vollkommen accommodiren; accommodirt es

z. B. so, dass der Bildpunct der violetten Strahlen in die Retina fällt, so erscheinen nun die übrigen Farben in concentrischen Zerstreuungskreisen, die um so grösser sind, je weiter die Farbe vom Violett entfernt ist; da sich nun in der Mitte alle Zerstreuungskreise und der violette Punct decken, so entsteht ein weisser Fleck mit farbigen Rändern. Ebenso muss ein jeder weisse Gegenstand weiss mit farbigen Rändern erscheinen, da die farbigen Zerstreuungsbilder sich bis auf die Ränder sämmtlich decken. Accommodirt man für eine mittlere Farbe, etwa Grün, so entstehen offenbar zwei Reihen von farbigen Zerstreuungskreisen; auch diese decken sich an den Rändern zum Theil so, dass complementäre Farben (s. unten) auf einander fallen, so dass auch die Ränder grösstentheils weiss erscheinen. Letzterer Umstand trägt dazu bei, dass wir die farbigen Ränder beim gewöhnlichen Sehen nicht wahrnehmen: dieselben sind überhaupt wegen des geringen Dispersionsvermögens der Augenmedien (etwa gleich dem des destillirten Wassers, Helmholtz) nur unbedeutend, und verschwinden vollends gegenüber dem stärkeren weissen Lichteindruck der Mitte; möglicherweise wirkt auch die Zusammenstellung der verschiedenen Augenmedien etwas achromatisirend (analog den Flint- und Crownglas-Linsen der optischen Instrumente). — Um die farbigen Ränder deutlich wahrzunehmen, muss man, wie aus Obigem hervorgeht, nicht für eine mittlere, sondern für eine extreme Farbe (Roth oder Violett) accommodiren; dies erreicht man selbstverständlich am sichersten, wenn man gar nicht für den Gegenstand selbst accommodirt. Um einen hellen Gegenstand zu beobachten, ohne für ihn zu accommodiren, giebt es verschiedene hier nicht näher zu erörternde Methoden. — Aus dem oben Gesagten ergiebt sich auch, dass die Weite des deutlichen Sehens für verschiedene Farben verschieden ist. Offenbar muss Nahe- und Fernpunct für violettes Licht bedeutend näher liegen, als für rothes.

2. Sphärische (monochromatische) Abweichung. Die von einem Objectpunct ausgehenden Strahlen können sich nur dann wieder zu einem Bildpunct vereinigen, wenn sie in so geringer Entfernung von der Axe auf die brechenden Flächen auffallen, dass man letztere als Ebenen betrachten kann (p. 261 Anm.). Dieser Bedingung ist theilweise dadurch genügt, dass die Iris die Randstrahlen in bedeutendem Umfange abblendet. Eine fernere Correction wird dadurch bewirkt, dass einige brechende Flächen Ellipsoide sind, dergestalt, dass die Krümmung nach den Rändern zu bedeutend abnimmt; ferner dadurch, dass in der Linse die Randstrahlen nur die äusseren Schichten durchwandern, welche (p. 257) geringeres Brechungsvermögen besitzen, als die inneren. Diese Correction ist aber nie genau, sondern bald nicht ausreichend, bald übermässig, so dass fast stets, namentlich bei weiter Pupille, eine gewisse Abweichung übrig bleibt, die sich durch Zerstreuungskreise, also undeutliche Bilder kundgeben muss; sie ist aber selten merklich. Einige besondere Formen monochromatischer Abweichung umfasst der sog.

Astigmatismus (Helmholtz, Knapp, Donders). a. Der sog. „unregelmässige" Astigmatismus besteht in mannigfachen Krümmungsabweichungen der brechenden Flächen, wodurch die Vereinigung eines homocentrischen Strahlenbündels in Einen Punct (p. 259) verhindert wird; jeder kleine Abschnitt der Fläche hat seinen besonderen Bildpunct, so dass ein punctförmiges Object ein sternförmiges Bild giebt (Fixsterne). Die Cornea zeigt ausserdem vorübergehende Unebenheiten (Thränen etc.). — b. Der „regelmässige" Astigmatismus besteht in einer Verschiedenheit der Krümmung der brechenden Flächen in verschiedenen Meridianen. Die beiden am meisten von einander abweichenden heissen die Haupt-

meridiane. Meist ist beim Auge der eine, am stärksten gekrümmte, der verticale, — der andre, am schwächsten gekrümmte, der horizontale. Beide Meridiane haben also verschiedene Brennweiten, ja das Auge kann sogar im verticalen Meridian kurzsichtig, im horizontalen weitsichtig sein. Meist ist freilich der Unterschied so gering, dass er sich nur zu erkennen giebt, wenn man feine parallele Striche in der Ferne betrachtet; man kann sie, wenn sie vertical stehen, weiter entfernt erkennen, als horizontal. — Bei hochgradigem Astigmatismus muss man eine Correction anbringen durch ein Glas, das in einer Richtung stärker als in der andern, einfacher: überhaupt nur in Einer Richtung, gekrümmt ist, d. h. Gläser mit cylindrischer Fläche.

3. Fluorescenz. Sämmtliche Augenmedien fluoresciren, am wenigsten der Glaskörper, am meisten die Linse (Helmholtz, Setschenow, Regnauld). Wenn daher die Erregbarkeit der Netzhaut auf Aetherwellen bestimmter Längen beschränkt ist (s. unten), so wird unser Wahrnehmungsvermögen durch die Fluorescenz nach der Seite der kleinsten Wellen hin (ultraviolette Strahlen) erweitert. Ueber die factischen Grenzen s. unten.

4. Polarisation. Fällt polarisirtes blaues oder Blau enthaltendes Licht in's Auge (sieht man z. B. durch einen Nicol gegen den Himmel, oder auch mit blossem Auge, da die blauen Strahlen des Himmels schon polarisirt sind), so bemerkt man eine büschelförmige Figur (Haidinger), welche sich mit dem Auge bewegt. Die doppeltbrechenden Eigenschaften der Augenmedien, welche nachgewiesen sind (Jamin, Valentin), genügen zur Erklärung dieser Erscheinung nicht. Die Ursache liegt in den (ebenfalls vermuthlich doppeltbrechenden) Fasern des gelben Flecks (s. unten), welche, von dem polarisirten Lichte in verschiedenen Winkeln getroffen, hier mehr dort weniger davon absorbiren und so die erwähnte Erscheinung bewirken (Helmholtz); es kann indess auf diesen Gegenstand nicht näher eingegangen werden.

Verbleib des ins Auge gedrungenen Lichtes.

Die in das Auge gedrungenen Lichtstrahlen werden hier zum Theil absorbirt, zum Theil aber reflectirt, und zwar so, dass sie auf demselben Wege wieder aus dem Auge zurückkehren, auf welchem sie hineingelangt sind. Jedes in's Auge fallende homocentrische Strahlenbündel vereinigt sich bei vollkommner Accommodation zum Bildpuncte in einem Puncte der durchsichtigen Retina, und zwar vermuthlich in der äusseren (Stäbchen-) Schicht. Ein jedes Stäbchen ist aber zu betrachten als ein radial gestelltes Prisma von sehr starkem Brechungsvermögen, das mit der Basis an die Chorioïdea grenzt und längs seiner Flächen mit einer schwach lichtbrechenden Zwischensubstanz in Berührung ist (Brücke). Die nach der Vereinigung im Bildpuncte wieder divergirenden Strahlen treffen nun theils direct die Chorioïdea (axiale Strahlen), theils zunächst die Seitenwand des Stäbchens, letztere aber unter so stumpfen Winkeln, dass nicht eine Brechung in die Zwischensubstanz, sondern eine

totale Reflexion stattfindet; hierdurch müssen auch diese Strahlen schliesslich auf die Chorioïdea geworfen werden. Von dem schwarzen Pigment derselben werden hier die Strahlen fast ganz absorbirt; der Rest des Lichts aber wird reflectirt und muss nun, wie sich leicht ergiebt, wiederum theils direct (die axialen Strahlen), theils nach Reflexion an den Stäbchenwänden sich wieder im Bildpunct vereinigen. Von hier aber muss dass Licht nach bekannten optischen Gesetzen, wieder zu seinem Objectpuncte aus dem Auge heraus zurückkehren (p. 260). Durch diese Einrichtung wird der Uebergang von Strahlen von einem Theile der Netzhaut auf den andern, Interferenzen u. s. w. verhütet, und ein deutliches Sehen ermöglicht. Zugleich ist dies der Grund, weshalb beim Hineinblicken in ein Auge der Augengrund immer dunkel erscheint.

Um ihn leuchten zu sehen, müsste der Beobachter seine eigene Netzhaut zum Ausgangspunct von Strahlen machen, die dann auf dem Rückwege, nach der Reflexion im beobachteten Auge, zur Wahrnehmung kommen würden. Man erreicht dies künstlich durch die „Augenspiegel." Ihr Wesen besteht darin, dass das Licht einer Flamme so in das beobachtete Auge hineingeworfen wird, als ob es von dem beobachtenden käme. Einer der einfachsten (Helmholtz) besteht aus einem Satz von Glasplatten, welcher zugleich als Spiegel und als durchsichtiges Medium dient. Man wirft durch ihn das Licht einer seitlich vom beobachteten Auge befindlichen Lichtquelle in dasselbe. Die zurückkehrenden Strahlen werden von den Platten nur zum Theil zur Lichtquelle zurückgeworfen; zum Theil gehen sie durch die Platten hindurch und gelangen in das beobachtende Auge, welches sich hinter den Platten befindet. Zwischen beiden befindet sich eine Concavlinse; welche dem Auge ein deutliches (virtuelles) Bild der beleuchteten Netzhaut verschafft. Den Plattensatz kann man natürlich durch einen Hohl- oder Planspiegel ersetzen, der durch eine centrale Oeffnung einen Theil der rückkehrenden Strahlen hindurch lässt. So entstehen andre Formen des Augenspiegel (von Ruete und Coccius). Zwischen Lichtquelle und Spiegel stellt man eine Convexlinse auf, um das Licht zu concentriren. — Kommt es nicht darauf an, ein scharfes Bild der Retina eines Auges zu gewinnen, sondern, nur dieselbe diffus beleuchtet zu sehen, so genügt folgendes Verfahren (Brücke): Das zu beobachtende Auge blickt auf einen nahen leuchtenden Punct, accommodirt aber für die Ferne. Statt des Vereinigungspunctes entsteht jetzt ein Zerstreuungskreis auf der Retina. Die reflectirten Strahlen werden jetzt nicht in ihrem Ausgangspuncte sich wieder vereinigen, sondern entweder weit hinter demselben oder gar nicht (parallel oder divergirend). Befindet sich nun das beobachtende Auge innerhalb des Kegels der rückkehrenden Strahlen (vor dem Eindruck der Flamme nöthigenfalls durch einen Schirm geschützt), so sieht es den Augengrund erleuchtet. Der beleuchtete Augengrund erscheint in rothem Lichte. — Das Leuchten des Auges erscheint besonders stark und ohne Weiteres bei den Thieren, bei welchen in einem Theile der Chorioïdea das schwarze Pigment durch eine helle, glänzende, stark reflectirende Membran ersetzt ist, das sog. Tapetum (bei vielen Säugethieren, namentlich Raubthieren und Cetaceen, bei Fischen u. s. w.)

Sehen.

Ort der Erregung des Opticus.

Die auf die Netzhaut fallenden Strahlen kommen dadurch zur Wahrnehmung, dass die in ihr befindlichen Nervenendigungen des Opticus von den Aetherschwingungen in einer uns unbekannten Weise erregt werden. Als lichtempfindende Nervenendigungen sind nur die Stäbchen und Zapfen zu betrachten. Die Beweise hierfür sind folgende: 1. Die Eintrittsstelle des Sehnerven, an welcher die Netzhaut nur aus Opticusfasern ohne Stäbchen und Zapfen besteht, ist zur Lichtwahrnehmung unfähig; sie heisst daher „der blinde Fleck" (auch MARIOTTE'scher Fleck). Fixirt man

A B

den Punct A mit dem rechten Auge (bei zugehaltenem linken) aus einer Entfernung, die etwa 4mal so gross ist als der Abstand AB, so wird der Punct B völlig unsichtbar. Beim Fixiren von A fällt nämlich sein Bild auf den Endpunct der Augenaxe und das Bild von B auf die Eintrittsstelle des Sehnerven, welche etwa $3^1/_2{}^{mm}$ von jenem nach innen entfernt ist. Ebenso verschwindet A, wenn man B mit dem linken Auge fixirt. — 2. Die Fovea centralis retinae und die sie umgebende Macula lutea, welche nur Zapfen und Stäbchen, aber keine Opticusfasern enthalten, sind zum schärfsten Sehen geeignet (die Fovea centralis liegt fast genau am Endpunct der Augenaxe [s. u.], so dass das Bild eines fixirten Gegenstandes auf diese Stelle fällt). Da die Fovea centralis nur Zapfen, die Macula lutea Zapfen in grosser Menge (ein Zapfen von einem Kreise von Stäbchen umgeben), die übrige Netzhaut aber nur wenig Zapfen (1 Zapfen von mehreren Stäbchenkreisen umgeben) enthält, so ist man zu dem Schlusse berechtigt, dass die Zapfen zur Lichtempfindung noch geeigneter sind, als die Stäbchen. — 3. Die Netzhautgefässe, welche hinter der Faserschicht, aber vor der Stäbchen- und Zapfenschicht liegen, werfen, wenn das Auge von aussen grell beleuchtet wird, auf letztere einen Schatten; da dieser unter gewissen, unten zu erörternden Bedingungen entoptisch wahrnehmbar ist, so ist dies ein sicherer Beweis, dass die Stäbchen und Zapfen die lichtempfindenden Elemente sind. Dass die wahrgenommenen Schatten wirklich von den Netzhautgefässen, und nicht etwa von anderen vor der Netzhaut liegenden herrüh-

ren, ist durch genaue Messungen constatirt. Durch Bewegen der Lichtquelle verändert nämlich der Schatten seinen Ort; und da man diese Ortsveränderung entoptisch messen kann, so kann man daraus die Entfernung der schattenwerfenden Körper von der wahrnehmenden Fläche leicht berechnen. Diese Entfernung stimmt aber genau überein mit der direct gemessenen Entfernung der Netzhautgefässe von den Stäbchen (H. MÜLLER).

Nur die Endorgane also (Stäbchen und Zapfen) sind durch Aetherschwingungen direct erregbar, nicht die Opticusfasern selbst, weder innerhalb der Retina noch im Stamme der Nervus opticus. Dagegen bewirkt jede Erregung des Opticus an irgendeiner Stelle seines Verlaufs oder seiner Endigungen, durch einen der gewöhnlichen Nervenreize (mechanische, electrische, u. s. w.), die Empfindung des Lichtes. Lichtempfindung ist also die „specifische Energie" des Opticus (s. p. 248).

Mechanische Reizungen im Bereiche des Opticus sind: Quetschung oder Durchschneidung des Stammes (Erfolg: eine blitzartige Erleuchtung des ganzen Gesichtsfeldes), Druck auf das Auge, also auf einen Theil der Retina (Erfolg: eine kreisförmige leuchtende „Druckfigur" auf der entsprechenden [gegenüberliegenden] Seite des Gesichtsfeldes); bei krankhaft erregbaren Augen genügt sogar die Berührung des die Retina durchfliessenden Blutes um Lichterscheinungen (Funken, Gefässbilder) hervorzurufen; endlich bewirkt eine plötzliche Accommodationsveränderung im Dunkeln durch die damit verbundene Zerrung des vorderen Netzhautrandes die Erscheinung eines leuchtenden Saumes am Rande des Gesichtsfeldes (PURKINJE, CZERMAK). — Electrische Reizung (Durchleiten eines constanten Stromes durch das Auge oder Stromesschwankungen) bewirkt ebenfalls eigenthümliche Lichterscheinungen, bei denen die verschiedenen Theile der Netzhaut zur Wahrnehmung kommen (RITTER, PURKINJE).

Qualitäten der Lichtempfindung.

Nicht alle Aetherschwingungen vermögen die Endorgane des Opticus zu erregen. Diejenigen, deren Wellenlänge grösser ist, als die der FRAUNHOFER'schen Linie A entsprechenden („ultrarothe, thermische Strahlen") sind zur Erregung unfähig, daher unsichtbar; diejenigen, deren Wellenlänge kleiner ist, als die der Linie H entsprechenden („ultraviolette, chemische Strahlen") erregen so schwach, dass es besonderer Vorrichtungen bedarf, um sie sichtbar zu machen.

Die Unsichtbarkeit der ultrarothen Strahlen hat zur Untersuchung der Diathermansie der Augenmedien geführt, wobei sich ergeben hat, dass dieselben über 90% der Wärmestrahlen absorbiren (BRÜCKE, JANSSEN). In Bezug auf die einzelnen Spectraltheile verhält sich die Diathermansie der Augenmedien etwa wie die des Wassers (FRANZ); es wird sonach von den ultrarothen Strahlen noch so

viel durchgelassen, dass man ihre Unsichtbarkeit nur durch ihre Unfähigkeit die Retina zu erregen erklären kann. — Die schwer sichtbaren ultravioletten Strahlen erscheinen, wenn sie (natürlich ohne Zuhülfenahme fluorescirender Körper, ausser den eigenen Augenmedien, s. p. 270) künstlich durch Verstärkung sichtbar gemacht werden, mit bläulich-weisser Farbe (HELMHOLTZ).

Die erregungsfähigen Aetherschwingungen verursachen durch Fortleitung der Erregung von den Endorganen in der Netzhaut zu den Centralorganen des Opticus im Bewusstsein den Eindruck der Lichtempfindung. Die Intensität (Elongation, Wellenhöhe) der Schwingungen bedingt die Stärke des Lichteindrucks, die Länge der Wellen dagegen bedingt specifische Verschiedenheiten des Lichteindrucks, die man als Farben bezeichnet. Das Sonnenspectrum, welches Strahlen aller erregungsfähigen Wellenlängen nebeneinander in das Auge gelangen lässt, zeigt daher nebeneinander sämmtliche Farben. Ausser diesen Farben, welche man „einfache" nennt, giebt es noch sogenannte „Mischfarben". Den Eindruck einer Mischfarbe erhält das Bewusstsein entweder dadurch, dass Strahlen von verschiedener Wellenlänge (verschiedene einfache Farben) sich zu einem resultirenden Wellensystem vereinigen, welches die Retina trifft, oder dadurch dass dieselben oder zusammengehörige (identische, s. unten) Opticusfasern gleichzeitig durch mehrere verschiedenfarbige Strahlen erregt werden. In beiden Fällen geben dieselben einfachen Farben dieselbe Mischfarbe. — Die complicirteste Mischfarbe ist das Weiss, die Farbe des unzerlegten Sonnenlichtes. Es entsteht entweder durch Mischung sämmtlicher einfachen Farben des Sonnenspectrums (welche eben aus der Zerlegung des Sonnenlichtes hervorgegangen sind), oder durch Mischung einzelner derselben. Geben zwei einfache Farben als Mischfarbe Weiss, so nennt man die eine die „Complementärfarbe" der anderen. Auch Mischfarben geben mit gewissen anderen einfachen oder Mischfarben Weiss.

Die beiden oben angedeuteten Arten der Farbenmischung werden in folgender Weise verwirklicht: 1. Bildung resultirender Aetherwellensysteme: a. die Lichtquelle selbst entsendet ein solches, dasselbe ist dann durch ein Prisma in die einfachen Farben zerlegbar; b. man leitet mehrere von verschiedenen Quellen ausgehende Farbenstrahlen so in das Auge, dass sie auf dieselbe Stelle der Netzhaut fallen. Einfache Mittel hierzu sind folgende: Man betrachtet eine Farbe durch eine schräggestellte Glasplatte, welche zugleich durch Reflex eine andere Farbe in das Auge wirft (HELMHOLTZ), — oder man stellt den SCHEINER'schen Versuch (p. 263) so an, dass man in die beiden kleinen Oeffnungen zwei verschieden gefärbte Gläser bringt; die beiden Strahlenkegel sind jetzt verschieden gefärbt. Accommodirt man nun so, dass die beiden Zerstreuungs-

kreise sich theilweise decken, so wird die gemeinschaftliche Stelle der Retina von gemischtem Licht beschienen (Czermak). 2. Erregung derselben oder correspondirender Retinaelemente durch verschiedene Farben: a. Man benutzt das Beharrungsvermögen der Netzhaut (s. unten), und lässt schnell hintereinander (mittels des „Farbenkreisels") verschiedene Farben ins Auge fallen, sodass die durch die erste bewirkte Erregung noch vorhanden ist, wenn die zweite einwirkt; b. man lässt auf zwei „identische Puncte" beider Augen (s. unten) verschiedene Farben wirken. — Die merkwürdige Thatsache, dass der Erfolg derselbe ist, mag die Vereinigung schon in den Aetherwellen oder erst in den nervösen Organen geschehen, könnte auf eine gewisse Aehnlichkeit in der Bewegungsform beider schliessen lassen. —

Weniger überraschend indess erscheinen die zuletzt genannten Thatsachen, wenn man eine andere schon früher (Young) und neuerdings wieder (Helmholtz) aufgestellte Hypothese über das Wesen der Farbenwahrnehmung annimmt. Die Vorstellung nämlich, dass die Wahrnehmung jeder einfachen oder gemischten Farbe auf einer besonderen Erregungsform derselben Opticusfaser, durch die besondere Form der Aetherschwingungen, beruht, widerspricht in hohem Grade dem p. 248f. erörterten Princip der specifischen Energien. Die ihr gegenüberstehende Hypothese nimmt nun an, dass auf jeder Netzhautstelle, deren Erregung räumlich gesondert wahrgenommen wird, nicht eine einzige, sondern mehrere Opticusfasern von verschiedener specifischer Energie endigen; jede derselben soll, erregt, die Vorstellung einer besonderen Farbe hervorbringen, und soll durch eine bestimmte Art von Aetherschwingungen ausschliesslich oder vorzugsweise erregt werden. Wie viele solcher verschiedenempfindenden Fasern man annehmen soll, weiss man nicht, zumal da der Hypothese noch die anatomische Grundlage fehlt. Genügend wären, wie es scheint, schon drei (Young), eine rothempfindende, eine blauempfindende und eine gelbempfindende. Es würde dann eine bestimmte Farbe oder Farbenmischung, z. B. ein mit etwas Blau und Gelb gemischtes Roth, vorzugsweise die rothempfindende, schwächer die anderen erregen, — die complicirte Aetherschwingung also gleichsam in ihre Componenten zerlegt werden, etwa wie ein Klang durch Resonatoren (p. 220). Zu Gunsten dieser Anschauung spricht: 1. dass der Erfolg einer Farbenmischung derselbe ist, gleichgültig, ob die Componenten schon vor dem Auge gemischt sind, oder einzeln verschiedene correspondirende Elemente eines oder beider Augen gleichzeitig erregen (s. oben); 2. die Erscheinungen der Farbenblindheit, eine Abnormität bei der das Auge für eine bestimmte Farbe unempfindlich ist, und alle Mischfarben, in denen sie enthalten ist, ohne sie, also in anderer Farbe wahrnimmt; 3. die Analogie mit dem Gehörorgan (s. unten).

Folgendes sind die Mischfarben, welche aus je zwei einfachen Farben hervorgehen (Helmholtz):

Roth	und	Violett	giebt	Purpur
Roth	„	Blau	„	Rosa
Roth	„	Grün	„	Mattgelb
Roth	„	Gelb	„	Orange
Grün	„	Blau	„	Blaugrün
Gelb	„	Violett	„	Rosa
Gelb	„	Grün	„	Gelbgrün
Grün	„	Violett	„	Blassblau
Blau	„	Violett	„	Indigblau;

und folgendes Complementärfarben einfacher Farben (Helmholtz):

Farbe.			Complementärfarbe.		
Roth	0,002425 "	Wllge.	Grünblau	0,001818 "	Wllge.
Orange	0,002244	„	Blau	0,001809	„
Goldgelb	0,002162	„	Blau	0,001793	„
Gelb	0,002095	„	Indigblau	0,001716	„
Grüngelb	0,002082	„	Violett	0,001600	„

Die Empfindung der Abwesenheit jedes Lichteindrucks nennen wir „Schwarz."

Bilder.

Schon oben (p. 263) ist gesagt, dass man von jedem auf der Retina befindlichen Bildpunct zum Objectpunct gelangt, wenn man den zugehörigen Sehstrahl zieht. In dieser Richtung verlegt nun auch das Bewusstsein die Ursache jedes Lichteindrucks nach Aussen (p. 248), welcher durch Erregung eines Retinaelements entstanden ist. In welche Entfernung auf dieser Linie der Bildpunct verlegt wird, soll später erörtert werden; vorläufig nehmen wir an, die Verlegung geschehe so, dass sämmtliche Objectpuncte in einer vor dem Auge schwebenden Fläche zu liegen scheinen. Diese Fläche heisst das „Gesichtsfeld." Das Bewusstsein hat nun fortwährend eine Vorstellung von dem Erregungszustande sämmtlicher Netzhautelemente in ihrer gegebenen räumlichen Anordnung, es wird also fortwährend ein Gesichtsfeld gesehen; dieses erscheint „schwarz" (s. oben), wenn jede Erregung fehlt; jedem erregten Retinaelement entspricht ein leuchtender, jedem unerregten ein schwarzer Punct an den diametral gegenüberliegenden Stellen des Gesichtsfeldes. Letzteres ist also mit genau denselben, nur umgekehrten, Bildern erfüllt, welche objectiv auf der Retina vorhanden sind. Da nun diese im Verhältniss zu den gesehenen Gegenständen verkehrt sind, so erscheinen letztere im Gesichtsfelde aufrecht.

Da jede Netzhautstelle nur eine bestimmte Anzahl von Opticusendorganen (Stäbchen oder Zapfen) enthält, so kann jedes Bild nur aus einer beschränkten Anzahl räumlich getrennter Lichteindrücke bestehen, welche mosaik- oder stickmusterartig zusammengesetzt sind. Indessen ist die Mosaik so fein, das der Eindruck einer continuirlichen Zeichnung entsteht. Derselbe Gegenstand wird um so schärfer erscheinen müssen, auf je mehr percipirende Elemente der Retina sein Bild vertheilt wird. Daher hängt die Schärfe der Wahrnehmung eines bestimmten Gegenstandes ab: 1) von der Grösse seines Netzhautbildes; derselbe Gegenstand erscheint demnach in der Nähe schärfer als in der Ferne; 2) von der Lage der Netzhautstelle, welche sein Bild trifft; die perci-

pirenden Elemente sind nämlich am dichtesten gedrängt in der Fovea centralis und der Macula lutea, und stehen am spärlichsten am Rande der Retina; ein Gegenstand erscheint daher bei gleicher Entfernung am schärfsten, wenn sein Bild auf die Mitte der Retina fällt; daher wird beim scharfen Betrachten („Fixiren") eines Gegenstandes das Auge so gedreht, dass derselbe sein Bild auf den gelben Fleck wirft. — Es wird ferner ein Gegenstand überhaupt nur dann erkennbar sein, wenn sein Netzhautbild eine genügende Anzahl von percipirenden Elementen einnimmt, so dass das Bewusstsein eine genügende Zahl räumlich getrennter Eindrücke erhält, um die Gestalt des Gegenstandes zu characterisiren. Man hat gefunden, dass zwei Bildpuncte auf der Fovea centralis der Retina mindestens 0,004 — 0,002^{mm} von einander abstehen müssen, um noch getrennt wahrgenommen zu werden, — auf den übrigen Retinatheilen aber noch viel weiter. Daher sind sehr kleine oder sehr weit entfernte Gegenstände nicht erkennbar.

Die Grösse (der Durchmesser) des Netzhautbildes wird offenbar immer durch die Grösse des Sehwinkels bestimmt, welchen die beiden äussersten Richtungslinien eines Gegenstandes mit einander bilden (p. 262); man drückt sich daher gewöhnlich so aus, dass Gegenstände unter einem sehr kleinen Sehwinkel nicht mehr erkennbar sind. — Um auch solche Gegenstände noch zu erkennen, muss der Sehwinkel künstlich vergrössert werden; und hierzu dienen bekanntlich die Fernröhre und Microscope, erstere für sehr entfernte, letztere für sehr kleine Objecte.

Subjective Bilder.

Da bei der Lichtempfindung, wie bei allen übrigen Empfindungen, nervöse Apparate betheiligt sind, so müssen alle Eigenthümlichkeiten der Nervenerregbarkeit sich dabei geltend machen, und zum Theil zu Störungen oder Täuschungen Anlass geben. Es wird z. B. dieselbe Aetherschwingung einen stärkeren oder schwächeren Eindruck im Bewusstsein hervorrufen, je nach dem Erregbarkeitsgrade der Endorgane des Opticus, oder seiner Fasern, oder endlich der Centralorgane. Andere Umstände bewirken wirkliche Fehler, Lichtperceptionen ohne erregende Lichtstrahlen, oder Wahrnehmungen anderer Strahlen, als wirklich da sind (Farbentäuschungen). Solche Wahrnehmungen nennt man „subjective". Die gewöhnlichsten derselben sind folgende:

1. Nachbilder. Eine erregte Opticusfaser beharrt noch eine Zeit lang im erregten Zustande, nachdem der erregende Lichtstrahl aufgehört hat, und zwar um so länger und intensiver, je anhaltender und intensiver die „primäre" Erregung war. Nach jedem Gesichtseindrucke bleibt daher der gesehene Gegenstand noch eine kurze Zeit sichtbar, es erscheint ein Nachbild. Hierauf beruht z. B. das Erscheinen eines feurigen Kreises, wenn man eine glühende Kohle vor dem Auge im Kreise herumführt. Apparate, die auf diesem Phänomen beruhen, sind: das Thaumatrop, eine vor dem Auge rotirende Scheibe, auf deren Umfang ein sich continuirlich bewegender Körper in verschiedenen auf einander folgenden

Phasen seiner Bewegung abgebildet ist, so dass jedes Bild einen Moment sichtbar ist; jeder Eindruck bleibt dann so lange bestehen, bis das folgende Bild heranrückt, und so entsteht der Anschein, als ob die Bewegung continuirlich geschehe. Ferner der Farbenkreisel, eine schnell rotirende Scheibe, die in Sectoren von verschiedener Farbe getheilt ist; die Farbe eines jeden Sectors bleibt während einer ganzen Umdrehung sichtbar, so dass eine Mischung sämmtlicher Farben zum Bewusstsein kommt (vgl. p. 275). — War der Lichteindruck stark, so ist das Nachbild zuweilen dunkel, d. h. die Erregbarkeit der getroffnen Fasern ist momentan aufgehoben, so dass eine dunkle Stelle, von derselben Gestalt wie der helle primär gesehene Gegenstand, als Nachbild erscheint, — negatives Nachbild. Zuweilen wechseln positive und negative Nachbilder eine Zeit lang ab, d. h. die momentan aufgehobene Erregbarkeit kehrt momentan wieder, so dass das (positive) Nachbild wiedererscheint, verschwindet dann wieder, u. s. w. — Eigenthümlich gestalten sich die Nachbilder, wenn der primäre Eindruck durch intensives oder lange einwirkendes farbiges Licht hervorgebracht wurde. Das Nachbild erscheint hier nicht immer gleichfarbig („positiv"), sondern häufig in einer andern, sog. „Contrast-Farbe", zuweilen abwechselnd positiv und contrastirend. Die Contrastfarbe ist: Grün, wenn die primäre roth war, — Gelb, wenn jene violett, — Orange, wenn sie blau war, — und umgekehrt. — Auch weisses Licht erscheint nach einem farbigen Eindrucke in der Contrastfarbe; — legt man z. B. auf eine weisse Fläche ein gefärbtes Papierstück, starrt dies eine Zeit lang an, und blickt dann auf die weisse Fläche, so erscheint hier ein Nachbild von der Gestalt des gefärbten Stücks, in der Contrastfarbe. Eine Erklärung der Contrasterscheinungen kennt man nicht*). Farbige Nachbilder erscheinen auch nach weissen Lichteindrücken, wenn diese sehr intensiv sind (z. B. nach einem Blick in die Sonne); gewöhnlich erscheinen hinter einander verschiedene Farben in regelmässiger Folge, zuweilen abwechselnd positiv und negativ. Auch für diese Erscheinung, das sog. „Abklingen der Farben", fehlt eine zureichende Erklärung. —

2. Irradiation und Induction. Wenn ein Theil der Retina durch Licht beleuchtet wird, so werden unter gewissen Umständen auch andere nicht direct beleuchtete Netzhautstellen mit erregt, oder in ihrem sonstigen Erregungszustande modificirt, und zwar entweder nur die unmittelbar an die direct erregte Stelle grenzenden („Irradiation") oder die ganze übrige Netzhaut („Induction"). Beide Erscheinungen gehören in das Gebiet der Mitempfindungen (s. d. 13. Cap.); für keine giebt es eine ausreichende Erklärung. — Die Irradiation macht sich besonders geltend, wenn ein heller Gegenstand auf dunklem Grunde betrachtet wird: er erscheint dann grösser als er ist, — umgekehrt ein dunkler Gegenstand auf hellem Grunde verkleinert. Diese Erscheinung kann aber auch objectiv hervorgebracht werden, nämlich durch fehlerhafte Accommodation; die hellen Gegenstände erscheinen dann in Zerstreuungsbildern, also etwas vergrössert. — Die Induction erscheint, wenn ein Theil der Retina von einfach gefärbtem Lichte erregt wird, der Rest aber entweder gar nicht, oder durch weisses Licht, oder

*) Die letztgenannte Erscheinung erklärte man früher, als man die Contrastfarben für identisch mit den Complementärfarben hielt, dadurch, dass die von farbigem Licht getroffenen Fasern durch Strahlen dieser Farbe nicht mehr erregt werden können, und daher von weissem Lichte nur die nach Abzug der primären Farbe übrig bleibende Farbenmischung, d. h. die Complementärfarbe, wahrnehmen. Seitdem man aber die wahren Complementärfarben kennt (p. 276), ist diese Erklärung unzulässig.

durch die gleiche aber weniger intensive Farbe. Im ersten Falle erscheint auch der dunkle Theil des Gesichtsfeldes gefärbt, und zwar grün, wenn die inducirende Farbe grün oder roth ist, — blauviolett, wenn sie violett ist, — schwachblau, gelbgrün oder grün, wenn sie blau oder gelb ist (Brücke); im zweiten Falle erscheint statt des weissen Lichtes die Contrastfarbe der inducirenden (s. oben); im dritten erscheint die schwächere Nuance ebenfalls in der Contrastfarbe.

3. Erregungen der lichtempfindenden Elemente durch rein innere Ursachen, ohne äussere Veranlassung. Hierher gehören: a. mechanische Erregung durch die Blutcirculation, nur bei krankhaft gesteigerter Erregbarkeit vorkommend; sie zeigen sich als Funken, Blitze, u. s. w.; zuweilen erscheint, namentlich vor dem Einschlafen, ein vollständiges Bild der Netzhautgefässe mit Blutkörperchen, u. s. w.; b. centrale Erregungen unbekannten Ursprungs in den verschiedensten Formen, („Hallucinationen, Phantasmen"); sie erscheinen namentlich im Traume, im halbwachen Zustande, vor dem Einschlafen, bei krankhaften Zuständen auch im Wachen.

Entoptische Bilder.

Von den subjectiven Lichterscheinungen wohl zu trennen sind die „entoptischen", d. h. objective Gesichtswahrnehmungen von im Auge selbst befindlichen Gegenständen. Die wichtigsten derselben sind: 1. Wahrnehmung von Trübungen und Verdunkelungen der brechenden Medien des Auges. Dieselben kommen zur Anschauung, wenn durch Beleuchtung des Auges ihre Schatten auf die Netzhaut fallen, am besten, wenn parallelstrahliges Licht in das Auge fällt. Sie erscheinen in Form von dunklen Flecken, Kugeln, Streifen, Perlschnüren, u. s. w.; zum Theil sind sie fest, zum Theil (die des Glaskörpers) verändern sie, namentlich bei plötzlichen Bewegungen des Auges oder des Kopfes ihre Stelle (mouches volantes). — 2. Wahrnehmung der Retinagefässe (s. p. 272), ebenfalls durch ihren auf die Stäbchenschicht fallenden Schatten. Hierzu wirft man ihren Schatten entweder auf seitliche, seltener beschienene Netzhauttheile (indem man ein intensives Licht seitlich auf die durchscheinende Sclerotica fallen lässt), oder man bewegt und verbreitert (durch Nachbild) den Schatten dadurch, dass man einen leuchtenden Punct vor dem Auge hin- und herführt. Es erscheint dann eine dunkle Gefässzeichnung, im erleuchteten Gesichtsfelde; auch der Rand der Fovea centralis ist gewöhnlich durch seinen Schatten erkennbar (Purkinje'sche Aderfigur). — 3. Wahrnehmung der Blutkörperchen in den Netzhautcapillaren, bei sehr greller Beleuchtung des Auges (durch eine Schneefläche, eine Lampenglocke, u. s. w); noch nicht völlig erklärbar.

Bewegungen des Auges.

Das Auge besitzt eine sehr grosse Beweglichkeit in der Augenhöhle, und die absolute Beweglichkeit des Sehorgans wird noch durch die des ganzen Kopfes bedeutend vermehrt. Hierdurch wird es möglich, bei Einer Körperstellung fast in allen Richtungen des Raumes Gegenstände zu fixiren, d. h. das Auge so für sie einzustellen, dass ihr Retinabild in die Fovea centralis retinae fällt (p. 277). Die grosse Beweglichkeit des Bulbus beruht auf der Art seiner Be-

festigung in der Orbita. Er ruht nämlich in dem Fettpolster derselben wie der Gelenkkopf eines Kugelgelenks in der Pfanne, ist daher um unzählige Axen drehbar. Gehemmt werden diese Drehungen, welche durch die Augenmuskeln bewirkt werden, erstens durch die Anheftung der Antagonisten, zweitens durch den Widerstand des Opticusstammes. Ausser den Drehbewegungen können noch Ortsveränderungen des Bulbus im Ganzen stattfinden, weil die Umgebung nachgiebig, also „die Gelenkpfanne verschiebbar ist" (LUDWIG).

Um die Lageveränderungen des Bulbus und die Anordnung und Wirkung der Augenmuskeln zu verstehen, muss man gewisse feste Puncte und Linien in der Augenkugel annehmen, deren Lageveränderungen einen Maassstab für die Bewegungen des Auges abgeben. Eine Linie im Auge ist durch den anatomischen Bau desselben gegeben, nähmlich die Sehaxe, eine Linie, welche von der Fovea centralis aus durch den Kreuzungspunct gelegt ist, — der Hauptstrahl eines fixirten Punctes (p. 277). Diese Linie fällt nicht genau mit der Hornhautaxe zusammen, d. h. mit der gemeinsamen optischen Axe der centrirten Augenmedien; die letztere schneidet nämlich die Retina etwas nach oben und innen von der Fovea centralis, so dass beide Axen einen kleinen Winkel (3,5—7^{0}) mit einander bilden). Von der Fovea centralis aus, welche man als Pol der Augenkugel bezeichnen darf, zieht man nun zwei zu einander senkrechte Meridiane über die Retina. Die Lage derselben wird durch gewisse physiologische Eigenschaften des Auges bestimmt; sie theilen nämlich die Netzhaut in vier Quadranten, welche in beiden Augen gewisse gegenseitige Beziehungen haben (s. unten). Man nennt sie daher Trennungslinien (eine verticale und eine horizontale). — Denkt man sich ferner im Mittelpunct der Sehaxe eine zu ihr senkrechte Ebene durch das Auge gelegt, so schneidet diese die Kugeloberfläche in einem zu den Meridianen senkrechten grössten Kreise, den wir als Aequator des Auges bezeichnen wollen (die Ebene also als „Aequatorial Ebene"). Man hat jetzt drei auf einander senkrechte grösste Kreise (Aequator und zwei Meridiane); die ihnen entsprechenden Ebenen schneiden sich gegenseitig in drei zu einander senkrechten Durchmessern, Axen, nämlich eine sagittale (Sehaxe), eine verticale („Höhenaxe") und eine horizontale („Queraxe"). Diese können als ein körperliches Coordinatensystem benutzt werden, welches, mit dem Auge beweglich, dessen Drehungen anzeigt. Hierzu muss man noch ein zweites im Raume absolut feststehendes Coordinatensystem annehmen, das in der Ruhelage des Auges mit dem beweglichen zusammenfällt. In jeder anderen Stellung des Auges werden dann eine oder zwei oder alle drei entsprechenden Axen beider Systeme Winkel mit einander bilden.

Die Bewegungen des Auges sind namentlich für die gegenseitigen Stellungen beider Augen von Wichtigkeit, und durch diese beschränkt (s unten). Man nimmt daher als Ruhelage, von welcher alle Bewegungen ausgehend gedacht werden können („Primärstellung"), eine Stellung an, in welcher alle drei Axen des einen Auges denen des andern parallel und die Queraxen in Einer graden Linie liegen, die Sehaxen also grade nach vorn gerichtet sind. Offenbar kann diese Stellung verbunden sein mit einer beliebigen Neigung der Sehaxen gegen den Horizont. Unter allen hier möglichen Stellungen ist aber wieder eine als

eigentliche Primärstellung herauszuheben, nämlich die Neigung, von welcher aus Convergenz-Bewegungen der Sehaxen stattfinden können, ohne dass die Augen sich um ihre Sehaxen drehen müssen, was bei allen andern Neigungen der Fall ist (s. unten). Diese Neigung beträgt 45°, scheint aber individuell zu schwanken. Es ist nun ermittelt worden (MEISSNER), dass alle Drehungen des Auges aus dieser Primärstellung heraus um solche Axen geschehen, welche in der Aequatorialebene liegen (so dass also die Sehaxe senkrecht auf der Drehungsaxe steht), selten um andre, welche mit dieser Ebene kleine Winkel bilden, nie aber um solche die sehr grosse Winkel mit mit ihr bilden, z. B. um die Sehaxe. Unter den in der Aequatorialebene gelegenen unzähligen denkbaren Axen sind zunächst zwei hervorzuheben, nämlich diejenigen, welche zugleich Coordinatenaxen sind, also die Queraxe und die Höhenaxe. Drehungen um diese beiden Axen führen zu den sog. „Secundärstellungen" des Auges. Die Drehung um die erstere bewirkt nur Veränderung der Neigung gegen den Horizont (unter Beibehaltung des Parallelismus der Sehaxen), die um die Höhenaxe bewirkt Drehung nach innen oder aussen, also Convergenz oder Divergenz der Sehaxen (unter Beibehaltung der Neigung gegen den Horizont). Bei ersterer also fällt zwar noch die verticale Trennungsebene, aber nicht mehr die horizontale, mit den entsprechenden des festen Coordinatensystems zusammen, bei letzterer umgekehrt. — Drehungen um andre in der Aequatorialebene oder derselben nahe gelegene Axen führen zu den „Tertiärstellungen" des Auges. Da sich jede solche Drehung nach einfachen Regeln zerlegen lässt in eine Drehung um die Höhen-, und eine Drehung um die Queraxe, so ist erstens mit den Tertiärstellungen sowohl Convergenz der Sehaxen als veränderte Neigung derselben gegen den Horizont verbunden, zweitens aber fällt jetzt weder die verticale noch die horizontale Trennungsebene mit den entsprechenden des festen Coordinatensystems zusammen; beide sind gegeneinander geneigt; die Augen haben also bei den Tertiärstellungen eine scheinbare Drehung um die Sehaxen erlitten.

Der Drehpunct des Bulbus (im Sinne des p. 211 Gesagten) liegt nicht wie man a priori vermuthete und auch nach Versuchen behauptete (VOLKMANN), in der Mitte der Sehaxe, sondern (DONDERS und DOIJER) bei normalem Auge etwa 1,77mm hinter demselben.

Augenmuskeln.

Die Wirkungsweise jedes einzelnen Augenmuskels, d. h. die Lage der Axe, um welche er für sich allein das Auge zu drehen vermag, lässt sich berechnen, wenn man vorher den Ort seines Ursprungs in der Orbita*) und seines Ansatzes am Bulbus kennt (die Lage dieser Puncte wird ausgedrückt durch die Abscissenlänge, welche die von ihnen auf die drei festen Coordinatenaxen gefällten Lothe auf diesen abschneiden). Die Lage der Axe wird bestimmt durch die drei Winkel, welche sie mit den drei Coordinatenaxen des Auges in der Primärstellung bildet. In dieser Weise sind die hier

*) Für den Obliquus superior muss begreiflicherweise statt des Ursprungsortes der Ort der Trochlea in Frage kommen.

folgenden Lagen der Axen für die sechs Augenmuskeln bestimmt (FICK); als Primärstellung ist nicht die oben angegebene (mit der Neigung der Sehaxen um 45°), sondern eine andere zu Grunde gelegt, bei der die Sehaxen parallel und horizontal nach vorn gerichtet sind.

Muskel.	Winkel, den die Drehaxe bildet mit der Sehaxe.	Höhenaxe.	Queraxe.
Rectus superior	111° 21′.	108° 22′.	151° 10′.
„ inferior	63° 37′.	114° 28′.	37° 49′.
„ externus	96° 15′.	9° 15′.	95° 27′.
„ internus	85° 1′.	173° 13′.	94° 28′.
Obliquus sup.	150° 16′.	90° 0′.	60° 16′.
„ inf.	29° 44′.	90° 0′.	119° 44′.

Wenn man nun diese Axen-Angaben für die oben erörterte (MEISSNER'sche) Primärstellung nach einfachen Regeln reducirt, geht aus ihnen hervor, dass die zunächst liegende Annahme, der Rectus superior drehe das Auge gerade nach oben (um die Queraxe), der inferior gerade nach unten (ebenso), der internus gerade nach innen, der externus gerade nach aussen (um die Höhenaxe) nicht zutrifft. Auch für die obige Ausgangsstellung aber liegt keine Drehaxe in der Aequatorialebene des Auges. Sehr nahe derselben, nur wenig von der Höhenaxe entfernt liegen die Drehaxen des Rectus internus und externus, die also in der That die Pupille fast rein nach innen und aussen drehen. Die der beiden Obliqui dagegen liegen genau in der Horizontalebene, zu beiden Seiten der Sehaxe, jede etwa 30° von dieser entfernt, so dass der superior die Pupille nach aussen und unten, der inferior dagegen nach innen und oben dreht. Die Drehaxen des Rectus superior und inferior weichen von der Queraxe ziemlich bedeutend ab, so dass jener die Pupille nach oben und etwas nach aussen, dieser nach unten und ebenfalls etwas nach aussen dreht.

Hieraus ergiebt sich leicht, dass fast zu jeder Bewegung mehrere Muskeln zusammenwirken müssen. Dies ist in der That namentlich durch Beobachtungen an Augen, deren Muskeln zum Theil gelähmt waren, bestätigt worden. Die Betrachtung und Berechnung der zu einer bestimmten Bewegung erforderlichen Muskelwirkung ist indess so ausserordentlich verwickelt, namentlich dadurch, dass bei der geringsten begonnenen Lageveränderung auch die Drehaxe eines Muskels eine andere wird, — dass hier nicht weiter darauf eingegangen werden kann.

Die Nerven, welche die Bewegungen des Augapfels beherrschen, sind: der Oculomotorius, Abducens und Trochlearis, letztere beide für die gleichnamigen Muskeln, ersterer für die vier übrigen. Diese sehr faserreichen Nerven, deren Wirkungen mit sehr grosser Geschwindigkeit abwechseln, stehen beiderseits im Gehirn in einer gewissen Verknüpfung, so dass ihre Bewegungen sich gegenseitig beschränken. Diese Verknüpfung bewirkt erstens, dass immer nur solche Bewegungen geschehen, dass beide Sehaxen in derselben Ebene („Visirebene") liegen, also verlängert sich in einem Puncte schneiden (wenn sie nicht parallel sind); sie haben daher, so lange sie parallel sind, dieselbe Neigung gegen den Horizont (da man die beiden Drehpuncte sich fest denken kann). Ferner ist ihre gegenseitige Neigung in so fern beschränkt, als sie nur in geringem Maasse nach vorn divergiren, dagegen in jedem durch die Lage erlaubten Maasse convergiren können. Der Mechanismus dieses Zusammenhangs, der in die Categorie der Mitbewegungen gehört, ist völlig räthselhaft. Störungen desselben bezeichnet man als „Schielen (Strabismus)".

Sehen mit beiden Augen.

Beim gewöhnlichen Sehen wirken beide Augen zusammen; die Vortheile, welche dadurch geboten werden, sind: 1. Correctionen von Fehlern etc. eines Auges durch das andere, 2. eine vollkommenere Raumanschauung, da das Betrachten eines Gegenstandes von zwei verschiedenen Standpuncten aus statt einer blossen Flächenprojection auch die Ausdehnung in der dritten Dimension zur Anschauung bringt, 3. genaue Schätzung der Grösse und Entfernung der Gegenstände.

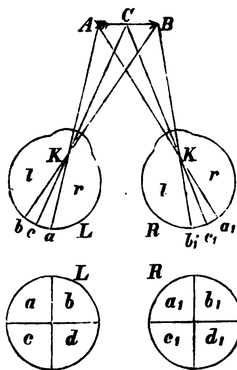
Einfachsehen.

Trotz des Sehens mit zwei Augen erscheinen die Gegenstände im Allgemeinen nur einfach; dies kann nur dadurch geschehen, dass die Erregung gewisser zusammengehöriger Puncte beider Netzhäute im Bewusstsein an dieselbe Stelle des Raumes verlegt wird, — mit andern Worten: dass beide Augen nur Ein gemeinschaftliches Gesichtsfeld haben (p. 276), und dass die durch Erregung zweier zusammengehöriger Puncte entstehenden Lichteindrücke an Einer Stelle jenes Gesichtsfeldes erscheinen. Solche zusammengehörige Netzhautpuncte nennt man „zugeordnete" oder

„identische“. Ein mit beiden Augen bei irgendeiner Stellung derselben einfach gesehener Gegenstand muss also auf die beiden Netzhäute so seine Bilder werfen, dass die beiden Bildpuncte jedes Objectpunctes auf zwei identische Netzhautpuncte fallen. Wird ein oder werden beide Augen etwas gedreht, so muss sofort ein Doppelbild erscheinen.

Lage der identischen Puncte. Horopter.

Ueber das Lageverhältniss der identischen Puncte ergeben sich sofort folgende Gesetze: 1. Da ein mit beiden Augen fixirter Punct C, dessen Bilder also auf die Endpuncte der Sehaxen c und c_1 fallen, einfach erscheint, so müssen die beiden Endpuncte der Sehaxen c und c_1 identische Puncte sein. 2. Fixirt man nun die Mitte C eines Gegenstandes, welcher einfach erscheint, so müssen, wie die einfache Construction der Figur ergiebt, für alle Puncte der rechten Hälfte einer Netzhaut die identischen Puncte in der rechten Hälfte der anderen liegen, und umgekehrt; ferner für die der oberen Netzhauthälfte eines Auges in der oberen des anderen, für die der unteren in der unteren des andern. Sind die unteren Kreise L und R Projectionen der beiden Netzhäute, so sind die gleichbezeichneten Quadranten (a, a_1 u. s. w.) identisch. Die beiden Meridiane, welche diese identischen Quadranten trennen, heissen „Trennungslinien“ (verticale und horizontale, vgl. p. 280). 3. Hieraus folgt weiter, dass entsprechende Puncte der beiden verticalen Trennungslinien identisch sein müssen, und ebenso die der horizontalen.

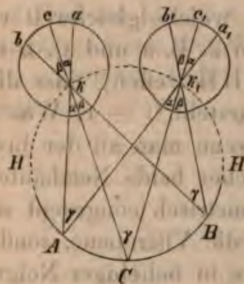


Zieht man bei einer gewissen Augenstellung für je zwei identische Puncte die zugehörigen Sehstrahlen, und verlängert sie über das Auge hinaus bis sie sich schneiden, so sind die Durchschnittspuncte offenbar Puncte, welche bei dieser Augenstellung einfach erscheinen. Alle die Puncte, welche bei einer bestimmten Augenstellung einfach erscheinen, liegen in einer Fläche, welche man den „Horopter“ nennt. Hätte man für eine bestimmte Augenstellung den Horopter auf irgend eine Weise vollständig ermittelt, so wäre dadurch offenbar das Lageverhältniss der identischen Puncte bestimmt, und für jede andere Augenstellung der Horopter zu construiren. Umgekehrt kann man, wenn man das Lageverhältniss

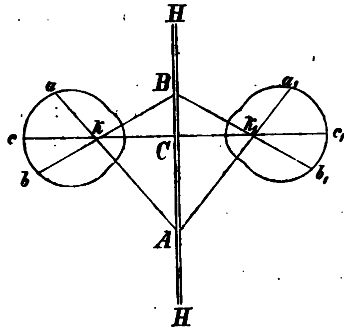
jener kennt, für jede Augenstellung den Horopter ableiten. In Bezug auf dies Lageverhältniss ist nun die einfachste Annahme die, dass, wenn man beide Netzhäute sich mit den entsprechenden Trennungslinien aufeinander gelegt denkt, alle sich deckenden Retinapuncte identische seien. Mit Hülfe dieser Annahme ergiebt sich Folgendes:

1. In der Primärstellung und bei denjenigen Secundärstellungen, bei welchen nur die Neigung der Sehaxen gegen den Horizont von der Primärstellung abweicht, also bei Parallelität sämmtlicher drei Axen (p. 280), kann es offenbar keinen Horopter geben, denn es ist kein Punct denkbar, dessen beide Bilder auf gleichnamige (identische) Quadranten fallen könnten. Mit anderen Worten: für die genannten Stellungen ist der Horopter unendlich weit entfernt.

2. Bei Secundärstellungen mit Convergenz der Sehaxen verhält sich die Horopterfläche folgendermassen: Es sind zunächst zwei auf einer senkrechte Linien derselben zu bestimmen, nämlich diejenige, welche den identischen Puncten der horizontalen und die, welche denen der verticalen Trennungslinien (s. oben) entspricht (ein transversaler, durch die Visirebene gebildeter, und ein medianer Horopter-Durchschnitt). a. Der transversale Horopterdurchschnitt muss, vorausgesetzt, dass die Retinae kuglig gekrümmt sind, offenbar ein Kreis sein (J. MÜLLER): In nebenstehender Figur sind die beiden Augenquerschnitte durch die horizontalen Trennunglinien gelegt, der transversale Horopterdurchschnitt muss also in der Ebene des Papiers (Visirebene) liegen, c und c_1 sind die Endpuncte der Sehaxen, C der fixirte Punct. Sucht man nun zu zwei Puncten der horizontalen Trennungslinie, z. B. a und b, die identischen Puncte auf der andern Seite, so müssen diese offenbar 1. im gleichnamigen Quadranten liegen, also auf derselben Seite vom Endpunct der Sehaxen, 2. gleichweit von diesem entfernt sein (s. die Annahme oben); sie liegen also in a_1 und b_1. Die zugehörigen Sehstrahlen schneiden sich in den Puncten A und B, welche also Puncte des gesuchten Horopterdurchschnitts sind. Man sieht nun sofort, schon aus der Winkelbezeichnung an den Knotenpuncten k und k_1, dass die Winkel bei A, B, C (γ) sämmtlich ein-



ander gleich sind. Sie müssen also, da sie die gemeinschaftlichen Fusspuncte k und k_1 haben, sämmtlich Peripheriewinkel eines zugleich durch k und k_1 gehenden Kreises HH sein. Dies ist der gesuchte transversale Horopterdurchschnitt, denn auch die Sehstrahlen aller übrigen identischen Puncte der horizontalen Trennungslinien müssen sich in ihm schneiden. — b. der mediane Horopterdurchschnitt dagegen ist eine auf der Visirebene senkrechte, also 45° gegen den Horizont geneigte, grade Linie, nämlich diejenige, in welcher sich die beiden durch die verticalen Trennungslinien gelegten Ebenen schneiden. Dies sieht man am leichtesten ein, wenn man die nebenstehende Figur auf ein Stück Papier zeichnet und dieses längs der Linie HH so bricht, dass die beiden Seiten nach vorn convergiren. Es sind nämlich die beiden Augendurchschnitte durch die verticalen Trennungslinien gelegt, so dass die beiden convergirenden und sich in HH schneidenden Ebenen die der verticalen Meridiane sind; man sieht nun sofort, dass die Sehstrahlen aller Puncte der Trennungslinien, welche gleichweit vom Endpunct c, c_1 der Sehaxe, entfernt sind also z. B. a und a_1, b und b_1 sich in Puncten der Durchschnittslinie HH treffen, dass diese also den medianen Horopterdurchschnitt darstellt.*) — c. Was die übrige Horopterfläche betrifft, so ergiebt, wenn man an der bisherigen Annahme (p. 285) festhält, nach welcher beide Netzhäute in Bezug auf ihre identischen Puncte unsymmetrisch congruent sind, eine einfache Ueberlegung, dass nicht nur die Visirebene, sondern auch jede andere durch beide Knotenpuncte in beliebiger Neigung gelegte Ebene die Horopterfläche in einem Kreise schneiden muss; denn alle diese Ebenen schneiden die Netzhäute in Kreisen, welche natürlich kleiner sind als die horizontalen Trennungslinien. Alle diese kreisförmigen Horopterdurchschnitte sind aber grösser



*) Ein sehr instructives Modell erhält man, wenn man die beiden letzten Zeichnungen in gleichen Dimensionen (Augenradius und Abstand des Fixationspuncts C in beiden gleich) auf Kartenpapier entwirft und durch Schlitze die geknickte zweite Zeichnung in die erste einbringt. Man hat dann die beiden Trennungslinien und die ihnen entsprechenden Theile der Horopterfläche.

als der in der Visirebene gelegene; denn die Grösse aller dieser Kreise wird, wie man leicht findet, bestimmt durch 3 Puncte: die beiden Knotenpuncte und der Durchschnittspunct der betreffenden Ebene mit der medianen Horopterlinie (s. oben). Letztere aber entfernt sich oberhalb und unterhalb der Visirebene, auf der sie senkrecht steht, immer weiter von den in dieser liegenden Knotenpuncten. Man erhält also oberhalb und unterhalb der Visirebene eine Reihe immer grösser werdender kreisförmiger Horopterdurchschnitte, welche sämmtlich durch die beiden Knotenpuncte gehen, und deren vorderste (von den Augen entfernteste) Puncte eine zur Visirebene senkrechte gerade Linie bilden (den eben besprochenen medianen Horopterdurchschnitt, HH in der Figur auf p. 286). Hieraus ergiebt sich folgende eigenthümliche Gestalt der Horopterfläche: Man denke sich eine um 45° gegen den Horizont geneigte Wand, vor dieser eine horizontale der Wand parallele grade Linie, endlich einen gegen die Wand verticalen kreisförmigen Reif, von dem die grade Linie eine Sehne ist, und der die Wand in einem Puncte berührt; denkt man sich nun den Reif um seine Sehne gedreht, zugleich aber sich so in seinem Radius verändernd, dass er stets mit der Wand in einem Puncte in Berührung bleibt (auf ihr schleift), so beschreibt der Reif die gesuchte Horopterfläche. (Die Endpuncte der Sehne stellen die beiden Knotenpuncte dar, die erste zur Wand senkrechte Stellung, in der der Reif am kleinsten ist, liegt in der Visirebene, der erste Berührungspunct mit der Wand ist der fixirte Punct, und die Spurlinie des rotirenden Reifes auf der Wand ist die mediane grade Horopterlinie.)

Nebenstehende Figur kann zur Veranschaulichung dieser Horopterfläche für convergente Secundärstellungen dienen: Die Ebene des Papiers sei die Medianebene, AB der Durchschnitt der Visirebene, A der fixirte Punct, CD der mediane Horopterdurchschnitt (HH in der Figur auf p. 286) und K die Projection der beiden Knotenpuncte auf AB. Es sei nun AL der Durchmesser des in der Visirebene liegenden (kleinsten) Horopterkreises (HH der Fig. auf p. 285). Bezeichnet man das Stück AK (Abstand des fixirten

Punctes von der Verbindungslinie der Knotenpuncte) mit a und setzt man den halben Abstand der Knotenpuncte = b, so ist offenbar

$$KL = \frac{b^2}{a}$$

denn b ist ein Loth auf AL, welches bis zur Peripherie des über AL geschlagenen Halbkreises reicht. Es ist also

$$AL = a + \frac{b^2}{a}.$$

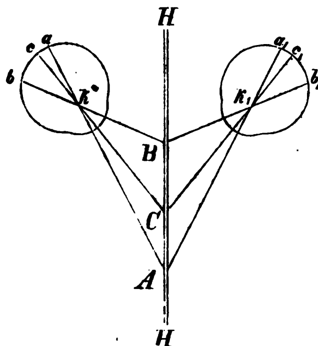
Legt man nun irgend eine andre Ebene durch die Knotenpunte, z. B. ER, so wird EM der Durchmesser des in ihr gelegenen Horopterkreises sein; hiervon ist ($\angle$ EKA = φ gesetzt):

$$EK = \frac{a}{\cos\varphi} \text{ und } KM = \frac{b^2}{a} \cdot \cos\varphi.$$

Die hintersten Puncte sämmtlicher Horopterkreise liegen also in einer Curve $\alpha\alpha$, deren von K aus gezogene Vectoren sich verhalten wie die Cosinus der Winkel φ. Diese Curve ist aber nach einem bekannten mathematischen Satze ein Kreis mit dem Durchmesser KL. Man hat demnach, um zur Horopterfläche zu gelangen, jede durch K gelegte grade Linie, welche einerseits durch CD, andrerseits durch die Peripherie des Kreises $\alpha\alpha$ begrenzt wird, (also z. B. AL, EM, FN, GO, JP) als Durchmesser eines Kreises zu betrachten, dessen Ebene senkrecht zu der des Papiers steht. Die Peripherien aller dieser Kreise geben zusammen die gesuchte Horopterfläche, von der natürlich nur der vordere Theil in Betracht kommt.

Nach einer anderen Darstellung (Meissner), welche auf Versuchen beruht, soll der Horopterdurchschnitt der Visirebene nicht ein Kreis, sondern eine gerade Linie, die Horopterfläche also eine zur Visirebene senkrechte Ebene sein. Hieraus würde umgekehrt folgen, dass die Netzhäute nicht kugelförmig gekrümmt seien.

3. Bei Tertiärstellungen bilden, wie p. 281 erwähnt, sowohl die verticalen, als die horizontalen Trennungslinien beider Augen mit einander Winkel. Legt man nun zunächst a) durch jede verticale Trennungslinie eine Ebene, so schneiden sich diese beiden in einer zur Visirebene geneigten graden Linie (den Augen oben näher bei Tertiärstellung mit Neigung nach oben, — von der Primärstellung aus gerechnet, — unten dagegen bei Tertiärstellungen nach unten. Diese geneigte Linie, sowie die geneigte Stellung der horizontalen Trennungslinien verdeutlicht die nebenstehende Figur, welche ebenso wie die auf p. 286, abzuzeichnen und in HH zu brechen ist. In dem geknifften Modell ist



cCc_1 die Visirebene und HH die zu ihr geneigte Durchschnittslinie der beiden Trennungsebenen, wie auf p. 286. Man sieht nun, dass auch die Sehstrahlen aller in den verticalen Trennungslinien gelegenen identischen Puncte, z. B. a und a_1, b und b_1, sich in HH schneiden, dass diese Linie also den Horopter der vert. Trennungslinien darstellt. — b) Legt man auch durch die horizontalen Trennungslinien Ebenen, so schneiden sich auch diese in einer Linie. Die Sehstrahlen identischer Puncte der horizontalen Trennungslinien könnten sich also, wenn überhaupt, nur in dieser Linie schneiden. Zieht man aber von irgend einem Puncte der letzteren zwei Sehstrahlen, so treffen diese, wie man leicht einsieht, auf symmetrische, also nicht auf identische Quadranten der verticalen Trennungskreise. Hieraus folgt umgekehrt, dass die Sehstrahlen der identischen Puncte der horizontalen Trennungslinien sich bei Tertiärstellungen überhaupt nicht schneiden, dass es für sie also keinen Horopter giebt. Bei Tertiärstellungen giebt es daher keine Horopterfläche, sondern nur die oben erörterte geneigte mediane Horopterlinie.

Bisher war nur von symmetrischen Augenstellungen die Rede; auf die unsymmetrischen, bei welchen der fixirte Punct ungleich weit von den beiden Knotenpuncten entfernt ist, kann hier nicht eingegangen werden. Zu erwähnen ist, dass es hier Stellungen giebt, wo nur der fixirte Punct den Horopter bildet.

Zur Erklärung des Verhaltens der identischen Puncte muss man annehmen, dass die ihnen zugehörigen Opticusfasern im Centralorgane in besonderer Weise verknüpft sind, so dass ihre Erregung nur einen einzigen Eindruck zum Bewusstsein bringt oder wenigstens beide Eindrücke an eine und dieselbe Stelle des Raumes, nämlich in den Schneidepunct ihrer beiden Sehstrahlen, verlegt werden. Man deutet in diesem Sinne das Verhalten der Opticusfasern im Chiasma nervorum opticorum. Es ist sehr wahrscheinlich, dass hier ein Uebergang der Hälfte der Fasern einer Seite auf die andere stattfindet, so dass jeder Opticusstamm zur Hälfte aus Fasern des Tractus opticus derselben, zur Hälfte aus solchen der andern Seite besteht, und zwar soll jeder Tractus opticus zwei gleichnamige, also identische Netzhauthälften, begrenzt durch die verticale Trennungslinie, mit Fasern versorgen. Hierfür spricht besonders das Vorkommen „gleichnamiger Hemiopie", wobei auf beiden Augen die gleichnamigen Netzhauthälften erblindet sind: es ist anzunehmen, dass hier die Fasern oder die Centralorgane des einen Tractus opticus functionsunfähig sind (v. Gräfe).

Vernachlässigung der Doppelbilder.

Aus dem eben Gesagten geht hervor, dass wegen der Beschränktheit des Horopters bei allen Augenstellungen die meisten vor dem Auge befindlichen Gegenstände doppelt erscheinen, und dass ausserdem, dadurch dass von zwei verschiedenen Objectpunc-

ten Strahlen auf identische Puncte fallen, Verschiebungen und Verwirrungen der Gesichtsfelder beider Augen entstehen müssen. Dass trotzdem im Allgemeinen nur einfache Bilder zum Bewusstsein kommen und von Verwirrung im Sehfelde nichts bemerkt wird, hat seinen Grund wahrscheinlich in folgenden Umständen: 1. erscheinen die auf der Mitte der Retina (Fovea centralis und Macula lutea) sich abbildenden Gegenstände unter allen Umständen einfach, weil die Endpuncte der Sehaxen identische Puncte sind (p. 284), und die Sehaxen sich stets verlängert in einem Puncte schneiden (p. 283). Da diese Orte aber die des schärfsten Sehens sind und auf sie die Aufmerksamkeit fast ausschliesslich gerichtet ist, so überstrahlt der Eindruck des hier einfallenden Lichtes das ganze übrige Gesichtsfeld. 2. Die einfach erscheinenden (im Horopter liegenden) Gegenstände müssen desshalb am intensivsten zum Bewusstsein kommen, weil sie denselben Theil des Seelenorgans mit doppelter Energie erregen. 3. Die Augen accommodiren immer zugleich für diejenigen Gegenstände, für welche ihre Axen eingestellt sind („auf welche visirt ist"), so dass diese schärfer erscheinen, als die vor oder hinter dem Schneidepuncte der Axen, also nicht im Horopter, gelegenen. Jene Uebereinstimmung zwischen Augenbewegung und Accommodation wird einmal durch den Willen, dann aber auch durch einen nervösen Mechanismus (Czermak) bewirkt; denn bei blosser Drehung Eines Auges treten zugleich Accommodationsveränderungen ein, z. B. Accommodation für die Nähe bei Drehung nach innen (p. 266).

Gegenseitige Unterstützung beider Augen.

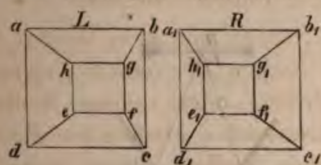
Der nächstliegende Nutzen des Sehens mit zwei Augen ist die Ausgleichung functionsunfähiger Stellen der einen Netzhaut (z. B. pathologischer Defecte, v. Gräfe) oder solcher Stellen, welche durch fixe Trübungen der brechenden Medien nie Bilder erhalten können, durch die identischen Stellen der andern, — wie dies häufig beobachtet wird. Hierher gehört auch der gegenseitige Ersatz der durch die beiden blinden Flecke bedingten Lücken des Gesichtsfeldes; denn die identischen Puncte der blinden Flecke sind empfindungsfähige Netzhautstellen (die blinden Flecke liegen in ungleichnamigen, symmetrischen Quadranten).

Hier muss bemerkt werden, dass auch beim Sehen mit Einem Auge der blinde Fleck keine bemerkbare Lücke im Gesichtsfelde hervorbringen kann. Der Mangel der optischen Erregung, den

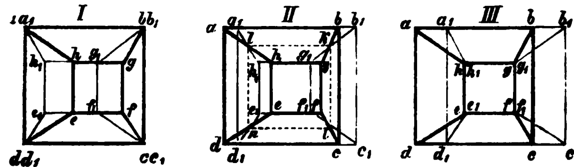
wir als „Schwarz" bezeichnen (p. 276), kann nämlich nur da empfunden werden, wo lichtempfindende Sinnesorgane vorhanden sind; diese fehlen aber im blinden Fleck; dieser verhält sich also zum Lichte, wie irgend eine Hautstelle; wir empfinden mit der Hand nicht Schwarz, obgleich wir keinen Lichteindruck von ihr erhalten. Da nun aber die Gesichtseindrücke der Umgebung des blinden Flecks mittels der Sehstrahlen (p. 276) localisirt werden, so muss das Bewusstsein das Bedürfniss zwischenliegender leuchtender Puncte logisch wahrnehmen, und scheint diese nach Anleitung der Wahrscheinlichkeit sich vorzustellen (E. H. Weber). Daher erscheint bei dem p. 272 erwähnten Versuch an Stelle des verschwindenden Objects nicht ein schwarzer Fleck, sondern die Farbe des Grundes, das Weiss des Papiers setzt sich als wahrscheinlichste Ergänzung über die Stelle fort.

Körperliches Sehen. Stereoscop.

Auf dem eben erwähnten Umstande, dass die beiden Bilder eines körperlichen Gegenstandes oder einer Fläche, die nicht mit dem Horopter zusammenfällt, nie sich vollständig zu Einem Gesichtseindrucke vereinigen können, beruht das körperliche Sehen, die Wahrnehmung der dritten Dimension. Da die beiden Augen den Körper von verschiedenen Standpuncten aus betrachten, so fallen auf die beiden Netzhäute zwei verschiedene perspectivische Bilder desselben. Nur gleiche Netzhautbilder jedoch können durchweg auf identische Puncte fallen; bei unveränderlicher Augenstellung kann deshalb nur ein Theil des Körpers einfach erscheinen, das übrige erscheint doppelt. Sind z. B. A und B die beiden perspectivischen Netzhautbilder einer vor dem Gesicht befindlichen abgestumpften Pyramide, die ihre Spitze den Augen zukehrt, so können nur entweder allein die Bilder der Grundfläche a b c d, $a_1b_1c_1d_1$, oder allein die der Abstumpfungsfläche e f g h, $e_1f_1g_1h_1$ auf identische Puncte fallen; im ersteren Falle erscheint die kleine Fläche doppelt, im zweiten die grosse. Dennoch werden beide Bilder zu Einem, und zwar körperlichen Gesammteindruck vereinigt. Die wahrscheinlichste Erklärung hierfür ist folgende (Brücke): Die beiden Augen sind in fortwährender Bewegung, ihre Convergenz schwankt so hin und her, dass nach einander die Bilder aller



Querschnitte der Pyramide auf identische Puncte der Netzhäute fallen. In folgender Figur sind aus der hierbei entstehenden Reihe



von Vereinigungseindrücken drei ausgewählt. Bei dem ersten fallen die Bilder der Grundfläche, beim dritten die der Abstumpfungsfläche auf identische Puncte, beim mittleren wird ein zwischen beiden liegender Querschnitt der Pyramide (iklm) einfach gesehen. Da nun zum Zustandekommen des Eindrucks III die Augen stärker convergiren müssen als für I, und die Convergenz ein Mittel zur Schätzung der Entfernung ist (s. unten), so zieht das Bewusstsein den Schluss, dass die Flächen efgh, iklm und abcd hintereinanderliegen, und gewinnt so die Anschauung des Körperlichen, indem sämmtliche schnell aufeinander folgenden Eindrücke sich zu einem einzigen vermischen.

Künstlich lässt sich das körperliche Sehen nachahmen, wenn man jedem Auge eine von seinem Standpuncte aus entworfene Zeichnung eines Körpers darbietet, nach Art der vorletzten Figur. Die Augen bringen auch hier successive die verschiedenen Theile der Zeichnung zur Deckung und so entsteht der Eindruck des Körpers. Hierauf beruht die Anwendung der Stereoscope. Ohne weiteren Apparat lassen sich die nebeneinander liegenden Bilder R und L zur Deckung bringen, wenn man jede der beiden Augenaxen auf das entsprechende Bild richtet (Fig. 1).

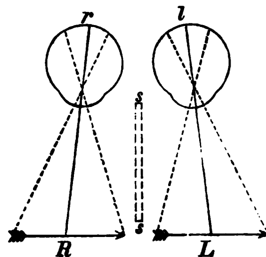


Fig. 1.

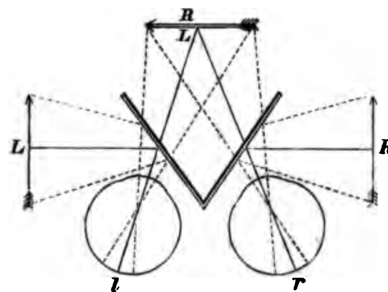
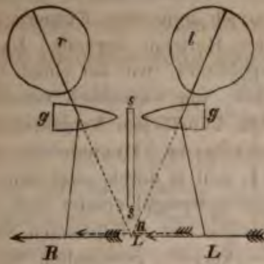


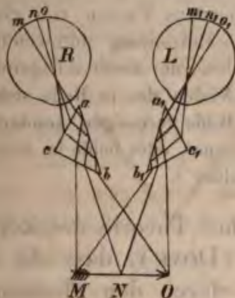
Fig. 2.

Da indess nur Wenige ihre Augen hinlänglich in ihrer Gewalt haben, um sie auf zwei verschiedene Puncte einer Fläche zu richten, anstatt wie gewöhnlich die Axen in der betrachteten Fläche sich schneiden zu lassen, so sind Vorrichtungen



angegeben, um diese Anstrengung zu ersparen*) und auch bei convergenten Augenstellungen die Bilder auf identische Puncte zu werfen. Die beiden bekanntesten Stereoscope sind das Wheatstone'sche (Fig. 2. d. v. S.) und das Brewster'sche (nebenstehende Figur), beide aus den Figuren einleuchtend. Bei ersterem werden durch zwei convergente Spiegel, bei letzterem durch zwei prismatische Gläser (Linsenhälften) g, g, beide Bilder auf Einen Ort $\frac{R}{L}$ verlegt, auf den die Augenaxen gerichtet sind.

Bringt man zwei völlig gleiche Bilder in das Stereoscop, so erscheinen sie natürlich ganz wie ein einfaches. Sind sie aber in einer Kleinigkeit verschieden, die sich nur auf die Stellung gewisser Theile beschränkt, so müssen die Augen Bewegungen machen, um auch diese Theile zu vereinigen, und sie erscheinen daher nach dem oben Erörterten ausserhalb der Fläche, vor oder hinter derselben. Daher kann man das Stereoscop benutzen, um zwei gleiche, aber in kleinen versteckten Puncten verschiedene Bilder von einander zu unterscheiden, z. B. eine ächte und eine nachgemachte Kassenanweisung, zwei (immer etwas verschiedene) Abgüsse derselben Form, u. s. w. (Dove). — Verwechselt man die beiden stereoscopischen Bilder eines Körpers, z. B. die beiden Bilder der Figur auf p. 291, so, dass das für das rechte Auge bestimmte vor das linke gebracht wird, und umgekehrt, so erscheint der Körper hohl und von innen gesehen, die kleine Fläche efgh also hinter der grossen. In der That unterscheiden sich bei einem hohlen und von innen betrachteten Körper die von beiden Augen gewonnenen perspectivischen Ansichten nur insofern von denen, die vom massiven und von aussen betrachteten Körper herrühren, dass im ersten Falle das rechte Auge dieselbe Ansicht gewinnt, wie im zweiten das linke. Beim Betrachten eines Gegenstandes von aussen sieht das rechte Auge mehr von der rechten Seite als von der linken (die Fläche $b_1c_1f_1g_1$ [p. 291] ist daher grösser, als $a_1d_1e_1h_1$); beim Hineinsehen in einen hohlen Körper umgekehrt (das rechte Auge gewinnt dann die Ansicht L, wo bcfg kleiner ist als adeh). Ein solcher durch Verwechseln zweier stereoscopischer Bilder entstandener täuschender Eindruck heisst ein „pseudoscopischer". Das Pseudoscop (s. Fig.) ist ein Apparat, durch welchen die beiden einen Körper betrachtenden Augen einen pseudoscopischen Eindruck erhalten; jedes Auge erhält nämlich durch Totalreflexion von der Hypothenusenfläche eines rechtwinkligen Prismas den ihm zugehörigen Eindruck in verkehrter Anordnung, so dass er dieselbe Gestalt annimmt, wie sonst der dem andern Auge zugehörige. Dadurch erscheint der Körper hohl und von innen



*) Eine Erleichterung für Ungeübte bietet eine zur Ebene der Bilder verticale Scheidewand ss (p. 292).

[illegible] Aussenfläche den Augen zuwendet, und umgekehrt; [illegible] Apparat nur bei symmetrisch geformten Körpern an- [illegible] Gegenstände, z. B. die am Horizont liegenden Land- [illegible] gewöhnlich flächenhaft ausgebreitet, wie auf einem Ge- [illegible] Augen einander zu nahe stehen, um wesentlich verschie- [illegible] Körper zu gewinnen. Zur künstlichen Vergrösserung [illegible] Augen dient das Telestereoscop (HELMHOLTZ), ein [illegible] Stereoscop, dessen beide Bilder L und R durch zwei den in- [illegible] gegen den Horizont gewendete Spiegel ersetzt sind; die [illegible] hier Ansichten, als wenn sie den Ort der äusseren Spie- [illegible] der Horizont erscheint daher verkörpert; gewöhnlich blickt [illegible] inneren Spiegel durch zwei Fernröhre.

[illegible] den beiden stereoscopischen Bildern eines Körpers verschiedene [illegible] B. das eine schwarz, das andere weiss oder farbig) oder ver- [illegible] oder bringt man vor beide Augen verschieden helle oder [illegible] Flächen, so erscheint der Körper, resp. die Fläche glän- [illegible] wahrscheinlichste Erklärung hierfür ist folgende: Eine mit Einem [illegible] Fläche erscheint glänzend, wenn sie das Licht sehr regelmässig [illegible] vollkommen ebene oder vollkommen regelmässig gekrümmte Fläche [illegible]) zeigt daher Glanz. Wird dieselbe Fläche mit beiden Augen [illegible] erscheint sie beiden mit verschieden starkem Glanze und in ver- [illegible] Helligkeit, weil das reflectirte Licht unter verschiedenen Winkeln in [illegible] einfällt. Erhalten nun umgekehrt beide Augen zwei an sich matte, [illegible] helle Eindrücke, so schliesst das Bewusstsein auf eine regelmäs- [illegible] (also beide Augen verschieden beleuchtende), mithin glänzende [illegible] (HELMHOLTZ). Die beiden stereoscopischen Bilder einer glatten Kugel, [illegible] den Lichtreflex an verschiedenen Stellen zeigen, geben aus demselben [illegible] den Eindruck einer glänzenden Kugel. Nicht so leicht ist die Erklärung [illegible]; die einfachste scheint folgende: Ausser durch einfache regel- [illegible] Reflexion können noch gewisse Arten von Glanz entstehen durch Reflexion [illegible] dicht hintereinander befindlichen Flächen, auch wenn diese an sich [illegible] sind. So beruht z. B. der Metallglanz darauf, dass das ein wenig durchsich- [illegible] Metall nicht bloss von seiner Oberfläche, sondern auch aus tieferen Schichten [illegible] reflectirt (BRÜCKE). Da nun für zwei verschiedene Farben von gleicher [illegible] eine etwas verschiedene accommodative Einstellung nothwendig ist [illegible], so erscheint (s. unten) die eine Farbe etwas hinter der anderen liegend, und [illegible] entsteht der Glanz (DOVE). Uebrigens entgeht Vielen das in Rede stehende [illegible], indem beide Farben sich nicht zu einem Bilde vereinigen, sondern ab- [illegible] die eine und die andere zum Vorschein kommt, oder beide im Gesichts- [illegible] nebeneinander auftauchen („Wettstreit der Sehfelder“).

Gegen die oben erörterte (BRÜCKE'sche) Theorie des körperlichen Sehens ist geltend gemacht worden (DOVE), dass die verschwindend kleine Zeit der Beleuchtung durch den electrischen Funken zur Hervorbringung des stereoscopischen Eindrucks genüge, eine Zeit, in welcher keine Augenbewegung stattfinden könne. Indess könnte man hieraus höchstens den Schluss ziehen, dass

möglicherweise schon ein einziger Eindruck, bei welchem die Bilder sich nur theilweise decken, die Seele zu dem Schlusse führt, dass die nicht gedeckten Theile anderen Ebenen angehören; grade bei der electrischen Momentanbeleuchtung entstehen so anhaltende Nachbilder, dass die Seele Zeit genug hat, den empfangenen Eindruck durch Ueberlegung zu vervollständigen; freilich wäre so kein Schutz gegen pseudoscopische Täuschung gegeben. Uebrigens sind die beiden Netzhautbilder stets so äusserst wenig verschieden, dass verschwindend kleine Augenbewegungen zur successiven Deckung genügen, und selbst der Anfang einer solchen Bewegung würde schon vor pseudoscopischer Täuschung bewahren. Wie geneigt ferner die Seele ist, aus perspectivischen Zeichnungen, namentlich bekannter Körper, die körperliche Gestalt herauszuerkennen, ergiebt sich aus der stark stereoscopischen Wirkung einfacher perspectivischer Zeichnungen.

Schätzung der Grösse und Entfernung.

Ein dritter bemerkenswerther Nutzen des Sehens mit beiden Augen ist die Beihülfe desselben zur Schätzung der Grösse und Entfernung gesehener Gegenstände. Der Ausgangspunct der Grössenschätzung ist die Grösse des Netzhautbildes. Je grösser dieses ist, um so grösser erscheint ceteris paribus der Gegenstand. Da aber die Grösse des Netzhautbildes, oder was dasselbe ist die Grösse des Sehwinkels (s. p. 277), nicht bloss von der Grösse, sondern auch von der Entfernung des Gegenstandes abhängt (denn der Sehwinkel ist der Entfernung umgekehrt proportional), so ist mit jeder Grössenschätzung auch eine Schätzung der Entfernung verbunden. Für letztere hat schon das einzelne Auge ein Mittel in der Accommodationsanstrengung, deren Grösse und Richtung durch das Muskelgefühl der dabei betheiligten Muskeln zum Bewusstsein kommt. Beim Sehen mit zwei Augen kommt nun hiezu noch als wichtige Beihülfe das Muskelgefühl der Augendrehmuskeln, welches uns über den Convergenzgrad der Augenaxen belehrt. Es erscheint also ein Gegenstand, bei gleicher scheinbarer Grösse, um so näher, 1. je grösser sein Netzhautbild, 2. je stärker die positive Accommodation, 3. je stärker die Convergenz der Augenaxen ist. — Weitere Beihülfen für die Schätzung der Entfernung sind: die Lichtstärke, welche im Allgemeinen mit der Entfernung abnimmt; — ferner die Verschiebung des Gegenstandes gegen andere zugleich gesehene, welche eintritt, wenn entweder

der Gegenstand selbst, oder jene anderen, oder das Sehorgan (bei Bewegungen des Kopfes oder des ganzen Körpers) seinen Ort verändert.

Die directesten Beweise für jene drei Hauptmittel zur Schätzung der Entfernung oder Grösse sind: 1. der Einfluss des Netzhautbildes bedarf kaum eines Beweises; als ein solcher kann gelten, dass ein bei mangelhafter Accommodation (in Zerstreuungskreisen) gesehener Gegenstand grösser erscheint als ein scharf gesehener (p. 278); 2. der Einfluss der Accommodationsempfindung tritt am deutlichsten dadurch hervor, dass ein auf irgend eine Weise gewonnenes Nachbild bei wechselnder Accommodation scheinbar seine Grösse ändert; 3. ein auffallender Beweis für den Einfluss der Axenconvergenz ist das sog. „Tapetenphänomen". Visirt man, während man ein aus kleinen gleichen Feldern bestehendes Muster (eine Tapete, ein Stuhlgeflecht, etc.) betrachtet, auf einen vor oder hinter demselben liegenden Punct, so rückt sehr bald das Muster scheinbar in die Ebene des Convergenzpuncts der Sehaxen, erscheint daher näher oder ferner, und wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, in demselben Maasse kleiner, resp grösser. Die Erklärung ist einfach: Ein unregelmässiges Muster würde offenbar unter diesen Umständen doppelt erscheinen; auch das regelmässige wird doppelt gesehen, da sich aber in den übereinander hingeschobenen Doppelbildern gleiche Felder genau oder nahezu decken, so entsteht die Täuschung, dass beide Bilder mit entsprechenden Theilen auf identische Puncte fallen, dass also der Gegenstand in der Entfernung des Schneidepuncts der Sehaxen liege (H. Meyer).

Schutzorgane des Auges.

1. Das in der knöchernen Augenhöhle fast allseitig geschützte Auge kann auch nach vorn durch den Schluss der knorpligen Augendeckel (Augenlider) vollkommen abgesperrt werden. Der Schluss geschieht durch die Contraction des M. orbicularis palpebrarum (abhängig vom Facialis), beim oberen Augenlid auch durch die Schwere. Die Oeffnung geschieht beim unteren durch die Schwere, beim oberen durch den Levator palpebrae superioris (abhängig vom Oculomotorius), ausserdem bei beiden durch glatte, vom Sympathicus abhängige Retractoren (H. Müller). Schluss und Oeffnung wechseln häufig ab (Lidschlag, Blinzeln). Der Schluss geschieht: 1) willkürlich; 2) unwillkürlich und automatisch, im Schlafe; 3) reflectorisch auf Berührung des Augapfels oder der als Tasthaare dienenden Augenwimpern, oder auf Reizung des Opticus durch intensives Licht. Die Verengerung der Lidspalte und die Beschattung derselben durch die Augenwimpern unterstützt bei intensivem Licht die schützende Wirkung der Pupillenverengerung.

2. Die vordere Augenfläche wird beständig von der Thränenflüssigkeit (p. 114) bespült, und dadurch rein erhalten und vor Eintrocknung geschützt. Die Thränen gelangen durch die feinen

Ausführungsgänge der Drüse in den oberen äusseren Theil des Conjunctivalsackes. (Der Conjunctivalsack ist bekanntlich ein Schleimhautsack, der mit seinem freien Rande längs des Randes der Lidspalte angeheftet, und in den von hinten der Augapfel zum Theil hineingestülpt ist; er überzieht daher die Hinterfläche der Lider, schlägt sich dann auf den Bulbus um und überkleidet dessen vorderes Drittheil. Da die Lider dicht auf dem Bulbus aufliegen, so hat der Conjunctivalsack nur ein capillares Lumen. Nur nahe der Berührungslinie der geschlossenen Lider erweitert er sich zu einem flachen dreiseitigen Canal, da die geringere Krümmung der Lider hier sich der des Bulbus nicht anschliesst.) In den capillaren Conjunctivalraum werden nun die Thränen durch Capillarität eingesogen und gegen den inneren Augenwinkel hinbefördert. Diese Bewegung wird durch den Lidschlag unterstützt, da beim Schlusse der Lider zugleich ein Fortrücken derselben gegen den inneren Winkel, den Ansatzpunct des Orbicularis palpebrarum, stattfindet. Das Ueberfliessen der Thränen über den freien Rand der Lider wird, wenn die Secretion nicht übermässig stark ist (wie beim Weinen), durch das fettige Secret der MEIBOM'schen Drüsen (p. 111) verhindert. Im inneren Augenwinkel sammeln sich die Thränen in dem sog. „Thränensee", in welchen die beiden capillaren, steifen Thränenröhrchen mit ihren Mündungen, den „Thränenpuncten", eintauchen. Der Thränencanal, in welchen die Thränenröhrchen führen, und der nach unten gegen die Nasenhöhle durch eine nach unten sich öffnende Klappe verschlossen ist, erweitert sich oben (Sack) beim Schliessen der Augenlider (weil seine hintere Wand mit dem Knochen, seine vordere aber mit dem Lig. palpebrale internum, welches sich beim Lidschluss anspannt, verwachsen ist); hierdurch saugt er die Thränen aus dem Thränensee ein, und diese gelangen in die Nasenhöhle.

3. Den Augenbrauen wird der Schutz des Auges vor herabfliessendem Stirnschweiss zugeschrieben.

II. DAS GEHÖRORGAN.

Schema desselben.

Die Endorgane des Hörnerven sind ähnlich denen des Sehnerven auf membranartigen Flächen, jedoch von unregelmässiger Gestalt, ausgebreitet (Ampullen, Vorhofssäckchen, häutige Schneckenplatte). Die zur Erregung des Hörnerven bestimmten Schall-

schwingungen werden diesen Endorganen durch ein System von sich berührenden, schwingungsfähigen Körpern mitgetheilt, deren erster, nach aussen gelegener, durch die Schwingungen des tönenden Körpers in Mitschwingung versetzt wird, direct, oder nachdem die Schallschwingungen durch einen intermediären Körper (Luft, Wasser) bis zu ihm fortgepflanzt worden.

Solcher Systeme giebt es zwei, welche einen, nämlich den unmittelbar an die Endorgane grenzenden Theil gemeinsam haben; dieser letztere ist das Labyrinthwasser, welches die Endorgane umspült. Das Labyrinthwasser kann auf zwei Wegen in Schwingung versetzt werden: 1. durch die es umgebenden Knochen, zunächst das Felsenbein, weiterhin sämmtliche Schädelknochen. Diese Leitung wird vorzugsweise benutzt, wenn der schallerzeugende (feste) Körper unmittelbar unter Wasser getaucht ist oder nur durch Vermittlung fester oder flüssiger Körper mit dem Schädel in Verbindung steht, oder wenigstens das unmittelbar an den Kopf grenzende Medium nicht gasförmig ist, z. B. wenn der schallerzeugende Körper an die Zähne gehalten, oder wenn der Kopf unter Wasser getaucht ist; — 2. durch die Membran des ovalen Fensters, welche das Labyrinthwasser von der lufthaltigen Paukenhöhle absperrt. Diese Membran wird durch folgende Kette von Körpern in Schwingung versetzt (von der Membran ab gezählt): Steigbügel, Amboss, Hammer, Trommelfell, Luft und Wände des äusseren Gehörganges und der Ohrmuschel. Die letztere Leitung ist zum Hören der Schallschwingungen bestimmt, welche durch die Luft dem Ohre zugeleitet werden, ist also für den Menschen die gewöhnliche, und fehlt bei den nur im Wasser lebenden Thieren.

Von den beiden Leitungswegen erfordert nur der zuletzt genannte eine besondere Betrachtung; der erste, der beim Menschen eine durchaus untergeordnete Bedeutung hat, bedarf keiner Erläuterung.

Leitung bis zur Paukenhöhle.

Der Uebergang der Luftleitung in die Leitung durch feste Körper geschieht hauptsächlich an der Oberfläche des Trommelfells, ausserdem aber auch an den Wänden der Ohrmuschel und des äusseren Gehörgangs. Die an letztere übertragenen Schwingungen werden grösstentheils ebenfalls dem Trommelfell von dessen Anheftungsringe aus übertragen; ein Theil jedoch gelangt durch Knochenleitung an das Labyrinth, ebenso wie alle an die gesammte

Kopfoberfläche von der Luft übertragenen Schwingungen. Einen weit wichtigeren Dienst aber, als die der Aufnahme von Luftschwingungen und Leitung derselben zum Trommelfell leisten die Wände des Gehörgangs und vielleicht auch der Ohrmuschel durch Reflexion der sie treffenden Luftwellen, durch welche diese von der Ohrmuschel in den Gehörgang, vom Gehörgang aber gegen das Trommelfell geworfen werden. Für die Ohrmuschel ist diese Function nicht sicher erwiesen, und durch Experimente sogar unwahrscheinlich gemacht.

Keine Form eines festen Körpers ist für die Aufnahme und weitere Fortpflanzung senkrecht oder schräg auffallender Luftwellen geeigneter als die gespannter Membranen oder starrer, elastischer, dünner Platten. Letztere Form hat die knorplige Ohrmuschel, erstere das Trommelfell. In beiden Fällen ist der Körper so dünn, dass die ihn treffenden Verdichtungs- und Verdünnungs-Kugelschaalen der Luftwelle seine ganze Masse in der Richtung des Dickendurchmessers in Schwingungen („Transversal-Schwingungen") versetzen kann, während sonst die einzelnen Molecülschichten successive in Schwingungen gerathen und so Verdichtungs- und Verdünnungswellen in dem Körper („Longitudinalschwingungen") entstehen; bei ersteren, wo nur die Elasticität zu überwinden ist, ist der Widerstand also viel geringer, die Schwingungselongationen also viel grösser, als bei letzteren, wo der grosse Widerstand der gegenseitigen Molecülverschiebung entgegensteht. Natürlich können auch solche Körper longitudinal schwingen, nämlich wenn ihnen vom Rande her Schwingungen mitgetheilt werden, z. B. dem Trommelfell von der Wand des äusseren Gehörgangs.

Die Reflexion von den Wänden des äusseren Gehörganges bedarf keiner Erläuterung; denn alle Schwingungen, welche die Wand einer cylindrischen Röhre treffen, müssen nach ein- oder mehrmaliger Reflexion an die Verschlussfläche derselben (hier das Trommelfell) gelangen; dieselbe hat hier eine schräge Stellung gegen die Axe der Röhre (von unten und innen nach oben und aussen). — Eine Reflexion von den Flächen und Vorsprüngen der Ohrmuschel gegen die Mündung des Gehörganges wäre sehr gut denkbar, namentlich da dieselbe sowohl im Ganzen als in ihren einzelnen Theilen durch Muskeln (die freilich meist ungeübt, oft verkümmert sind) verstellbar ist. Versuche indess, bei welchen die ganze Ohrmuschel bis auf den durch eine Röhre verlängerten Gehörgang mit einer weichen Masse ausgefüllt war, haben keine merkliche Schwächung des Gehörs ergeben, also die reflectorische Function der Ohrmuschel unwahrscheinlich gemacht (Harless); andere freilich kamen zu entgegengesetzten Resultaten (Schneider). Fehlen der Ohrmuschel bedingt keine Schwächung des Gehörs. — Künstliche Reflectoren von bedeutender Wirkung (für Schwerhörige) sind die Hörrohre, röhrenförmige, mit einem Trichter endende Verlängerungen des Gehörgangs. Die Stethoscope sind ebenfalls röhrenförmige Verlängerungen des Gehörgangs, welche mit dem anderen Ende den tönenden Körper berühren; bei ihnen ist indess ein grosser, vielleicht der grösste Theil der Wirkung auf die Leitung der Wände zu beziehen.

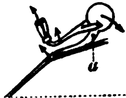
Obgleich gespannte Membranen, ebenso wie gespannte Saiten, durch Luftschwingungen im Allgemeinen nur dann angesprochen

und Nasenhöhle (Ausschnauben) kann aber in die Paukenhöhle Luft eingepresst, durch eine kräftige Inspiration unter gleichen Umständen Luft herausgesogen werden. Im ersten Falle wird das Trommelfell nach aussen, im letzteren nach innen getrieben, in beiden also stärker gespannt. Die Folge ist ausser der Accommodation für höhere Töne augenblickliche Schwerhörigkeit. Dauernde Schwerhörigkeit entsteht, wenn durch Versperrung der Tuba der Luftdruck der Paukenhöhle sich abnorm erhält; dieselbe kann nur durch Wegsammachen der Tuba (Einführen eines Catheters vom unteren Nasengang aus) gehoben werden.

Die tiefsten Töne, welche noch wahrnehmbar sind, werden zu 40, die höchsten etwa zu 16000 Schwingungen in der Secunde angegeben; jedoch ist es zweifelhaft, ob diese Begrenzung dem Trommelfell oder dem Empfindungsvermögen des Hörnerven zuzuschreiben ist. Die Grenzen sind für verschiedene Menschen verschieden; so können Manche sehr hohe, aber Anderen noch hörbare Töne, z. B. das Zirpen der Heimchen, nicht mehr wahrnehmen. Ueber die Schwingungsformen des Trommelfells vgl. auch unten.

Leitung durch die Paukenhöhle.

Die weitere Fortleitung der Trommelfellschwingungen geschieht durch die Kette der Gehörknöchelchen, welche nur dazu zu dienen scheinen, die Trommelfellschwingungen auf die Membran des ovalen Fensters zu übertragen. Bei den Vögeln und beschuppten Amphibien sind sie daher durch ein einziges stabförmiges Gehörknöchelchen (columella) vertreten. Beim Menschen sind nun die beiden gegenüberliegenden Membranen nicht durch einen einfachen Stab, sondern durch einen aus drei Knochen bestehenden Winkelhebel verbunden, dessen Drehaxe die Hammer-Amboss-Axe (a in der Figur) ist. Die Pfeile in der Figur verdeutlichen wie die Membran der Fenestra ovalis mit dem Trommelfell in gleichem Sinne mitschwingen muss. Die Verbindung des Winkelhebels mit der Membran des ovalen Fensters geschieht nicht, wie mit dem Trommelfell, durch einen radial eingeschobenen Arm, sondern durch eine central eingesetzte Platte, die Fussplatte des Steigbügels: dieselbe ist so gross, dass am Rande nur ein ringförmiges Stück der Membran frei bleibt; genauer ausgedrückt besteht also die in Schwingung zu versetzende Wand des Labyrinthwassers aus einer knöchernen Platte, die mittels einer ringförmigen Membran beweglich in die starre Fassung der Fenestra ovalis eingesetzt ist. —



Die Gelenke zwischen den einzelnen Knöchelchen, namentlich das sehr bewegliche zwischen Amboss und Steigbügel, dienen wahrscheinlich dazu, die gegenseitige Verschiebung derselben bei den Schwingungen und Stellungsänderungen des Trommelfells möglich zu machen, welche dadurch geboten sind, dass der Steigbügel vermöge der Anheftung seiner Fussplatte nur in der Richtung seiner wenig verrückbaren Längsaxe schwingen kann.

Zum Verständniss des Gesagten dienen die hier folgenden schematisch gehaltenen Angaben über Gestalt und Stellung der Gehörknöchelchen. Hammer und Amboss kann man sich vorstellen als zwei ungefähr rechtwinklichte Winkelhebel, welche durch zwei an die Scheitel der Winkel angefügte dicke Fortsätze (Hals und Kopf des Hammers, Körper des Amboss) mit einander in etwas beweglicher Verbindung stehen. (Das Gelenk ist sattelförmig; der Körper des Amboss umfasst die convex-concave Gelenkfläche am Halse des Hammers.) Alle vier Schenkel liegen fast in Einer Ebene; zwei derselben liegen dicht parallel nebeneinander, nämlich der im Trommelfell steckende Griff des Hammers und der nach innen von ihm schwebende lange Fortsatz des Amboss, welcher letztere etwas aus der Ebene der drei andern herausgerückt ist; die beiden übrigen Schenkel, welche demnach in Eine grade Linie fallen müssen, gehen nach entgegengesetzten Seiten ab und bilden die Axe, um welche beide Knochen gemeinsam drehbar sind. Es ist der lange Fortsatz (Proc. Folii) des Hammers und der kurze Fortsatz des Amboss; jener ist in der Fissura Glaseri durch eine elastische, federnde Bandmasse, dieser an der gegenüberliegenden (hinteren) Wand der Paukenhöhle ebenfalls durch ein Bändchen drehbar befestigt. Die Axe geht also ungefähr horizontal von vorn nach hinten und liegt natürlich etwa in gleicher Höhe mit dem oberen Rande des Trommelfells, da ja der Griff des Hammers von oben her in das Trommelfell eingeschoben ist. Jede Drehung um diese Axe muss das Trommelfell nach innen oder aussen bewegen; umgekehrt muss jede Bewegung des Trommelfells nach innen oder aussen, also jede Transversalschwingung desselben, beide Knochen um ihre Axe bewegen und somit auch den langen Ambossfortsatz stets mit dem Trommelfellradius parallel verstellen. Der lange Ambossfortsatz trägt nun an seinem Ende, d. h. etwas nach innen von der Mitte des Trommelfells, mittels seiner Apophyse (ossiculum lenticulare Sylvii) den Steigbügel, welcher nach oben und innen gegen die Fenestra ovalis gerichtet ist. Hieraus ergeben sich einfach die oben geschilderten Gesammtbewegungen. — Der von hinten her an das Köpfchen des Steigbügels, rechtwinklig gegen dessen Ebene sich ansetzende kleine Muskel (Stapedius) dient wahrscheinlich dazu die Stellung der Steibügelplatte in der Fenestra zu verändern, und sie entweder mit dem hinteren Rande mehr hinein- oder mit dem vorderen herauszuhebeln; vermuthlich beschränkt beides die Excursionsfähigkeit des Steigbügels, so dass der Muskel dämpfend zu wirken scheint. Ueber seine Innervation (durch den Facialis) weiss man nichts Genaueres.

Leitung durch das Labyrinth.

Im Labyrinthwasser erzeugen die Stösse der Steigbügelplatte Beugungswellen, d. h. das Labyrinthwasser weicht bei jedem Stosse

in seiner ganzen Masse aus, indem es die nachgiebige Stelle der Labyrinthwand, die Membran der Fenestra rotunda, nach aussen in die Paukenhöhle hervorwölbt. (Wäre das Labyrinthwasser überall von starren Wänden umgeben, so würde jeder Stoss der Steigbügelplatte zum grössten Theil reflectirt werden; nur ein verschwindend kleiner Theil der lebendigen Kraft würde sich in Form von Verdichtungs- und Verdünnungswellen durch das fast incompressible Labyrinthwasser fortpflanzen.) Welchen Weg indess die Beugungswelle oder der durch jeden Steigbügelstoss im Labyrinthwasser erzeugte kleine Strom nimmt, ob er alle Theile desselben gleichmässig in Bewegung setzt, u. s. w., lässt sich bei der complicirten Gestalt des Labyrinthes nur vermuthen. Am sichersten kennt man den letzten Theil des Weges, nämlich den durch die Schnecke. Die Welle tritt in diese vom Vorhof durch die Apertura scalae vestibuli ein, durchläuft den oberen Schneckengang (Scala vestibuli) bis zur Kuppel, tritt von hier aus in den unteren Spiralgang (Scala tympani) und durchläuft diesen bis zum Ende, nämlich zur Fenestra rotunda; schon auf dem Wege durch die Scala vestibula findet indess höchstwahrscheinlich ein theilweiser Uebergang in die Scala tympani durch den häutigen Theil des Septum (Lamina spiralis membranacea) hindurch statt. — Viel schwieriger verständlich ist der Weg im Vorhof und in den halbcirkelförmigen Canälen. Am natürlichsten scheint die Annahme, dass die Welle im Vorhofe sich theilt, und durch jeden halbcirkelförmigen Canal einen Zweig sendet, alle Theilwellen vereinigen sich dann wieder im Vorhof, um in die Schnecke überzugehen. Auf dem Wege durch den Vorhof würde die Welle die Säckchen, auf dem Wege durch die Canäle die Leisten der Ampullen bewegen. Der Sinn der Canäle selbst wäre dann darin zu suchen, dass sie überhaupt die Bewegung der Ampullenleisten möglich machen; denn in eine blind geschlossene Höhle würde die Welle gar nicht eindringen, sondern reflectirt werden. Jedoch ist diese Erklärung durchaus noch ungenügend.

Nach dem bis jetzt Gesagten ergiebt sich von selbst die Bedeutung der lufthaltigen Paukenhöhle, nämlich, den Schwingungen des Trommelfells und der Gehörknöchelchen, sowie dem Ausweichen der Membran des runden Fensters freien Spielraum zu gewähren; — ebenso die Bedeutung der Tuba Eustachii zur Ausgleichung des Luftdrucks in der Paukenhöhle mit dem der Atmosphäre (s. p. 301 f.). Die Vermuthung, dass die Tuba hauptsächlich zum Hören der eigenen Stimme diene, ist nicht haltbar.

Hören.

Erregung der Acusticus-Endorgane.

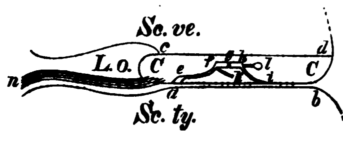
Die dem häutigen Labyrinth und der häutigen Spiralplatte übertragenen Bewegungen des Labyrinthwassers erregen die hier befindlichen Endigungen des Hörnerven, und bringen dadurch Gehörempfindungen hervor. Während bei den meisten anderen Sinnesorganen, z. B. beim Sehorgan, die Erregung der nervösen Endorgane ganz unverständlich ist, glaubt man die der Hörnervenenden, analog der der Tastorgane, auf eine mechanische Erregung zurückführen zu können. Namentlich wird diese Vorstellung begünstigt durch die Gegenwart der Otolithen, sehr kleiner Krystalle von kohlensaurem Kalk (Arragonitform) an den Endigungen des Hörnerven in den Vorhofssäckchen, welche man geradezu als „mechanische Tetanisationsapparate" bezeichnet hat; die wesentliche Betheiligung der Otolithen an der Erregung des Gehörnerven schliesst man aus ihrem sehr constanten Vorkommen in den Gehörorganen der ganzen Thierreihe, selbst in den niederen Klassen, bald in der Form feiner Krystalle wie beim Menschen, bald als ein einziger grösserer Körper.

Ueber die Endorgane des Hörnerven ist Folgendes bekannt:

1. Endigungen in den Ampullen und Vorhofssäckchen. In den Ampullen befinden sich die Nervenendigungen in einer gelblichen halbkreisförmigen äquatorialen Leiste, einer Verdickung des häutigen Labyrinths (Scarpa, Steifensand, M. Schultze). Die Structur dieser Leiste ist nach Untersuchungen am Rochen (M. Schultze) folgende: Das einfache Epithel der Ampulle erhebt sich auf dem leistenförmig angeschwollenen harten Bindegewebe zu einer dicken, wulstigen, vielschichtigen Masse, auf welcher pallisadenförmig feine steife Borsten stehen, die fast die entgegengesetzte Wand der Ampulle erreichen. In der Epithelialmasse verzweigen sich die Nervenfasern, nachdem sie an der Grenze des Bindegewebes plötzlich ihre Scheide verloren haben, als nackte Axencylinder auf das Feinste. In den Zellen der Epithelschicht unterscheidet man: a cylindrische, kernhaltige Epithelzellen in mehreren Schichten, in der untersten („Basalzellen") mehr pyramidal und zugespitzt; b. spindelförmige Zellen mit zwei feinen Ausläufern, deren einer der Oberfläche zustrebt und hier zu endigen scheint, deren anderer, häufig varicös (die Varicositäten sind Kunstproducte, Schultze) nach der Basis gerichtet ist, ohne dass seine Endigung zu verfolgen wäre; diese Fasern und Zellen sollen nervös sein und die Endigungen der verzweigten Axencylinder darstellen; c. rundliche Blasen in der obersten Schicht, oder auch gestielt hervorragend, deren jede eine der bereits erwähnten, das Epithel überragenden Borsten aussendet. — In den Vorhofssäckchen (untersucht bei Fischen) sind die Nervenendigungen ebenfalls in einer halbkreisförmigen, aber niedrigeren Leiste enthalten; in dieser finden sich dieselben Elemente wie in den Leisten der Ampullen bis auf die Borsten und die sie tragenden Blasen. Statt ihrer befindet sich hier der Oto-

lith, welcher der Innenwand des Sackes an der die Leiste tragenden Fläche genau anliegt, und für die Leiste eine entsprechende Rinne zeigt; er besteht aus einem harten oder breiigen Conglomerat von prismatischen Stäbchen (KRIEGER) und schwebt ohne Anheftung in der zähen, glaskörperähnlichen Flüssigkeit (Endolympha), welche das Säckchen erfüllt (M. SCHULTZE). Stellenweise finden sich zuweilen kurze Borsten, und zwar da, wo der Otolith nicht genau anschliesst.

2. **Endigungen in der Lamina spiralis membranacea der Schnecke (CORTI'sches Organ).** Die Fasern des Schneckennerven treten in die knöcherne Spindel ein, und treten aus dieser in die radial gestellten Kanälchen, welche die knöcherne Spiralplatte durchbohren, so dass sie sich in Form eines spiralig gewundenen Fächers von dem Stamme in der Spindel abwickeln. Aus den Kanälchen treten sie in den spiraligen Kanal, welcher unten von der Lamina membranacea oder besser Membrana basilaris laminae membranaceae a b (Fortsetzung des Periosts der Lamina ossea bis zur gegenüberliegenden Schneckenwand), und oben von der mit jener parallelen Deckmembran c d begrenzt wird; er ist von einer weichen Zellenmasse erfüllt. In dieser befinden sich sowohl die Nervenendigungen, wie auch gewisse mit ihnen in Verbindung stehende Vorrichtungen eingebettet. Letztere, die CORTI'schen „Zähne zweiter Reihe"*) haben nach der jetzigen bedeutend einfacheren Vorstellung folgenden Bau (M. SCHULTZE): Von dem Uebergange der unteren Knochenlefze in die Membrana basilaris a b entspringen dicht nebeneinander schmale Plättchen e f (je zwei in einem Zwischenraum zwischen zwei Kanälchenmündungen), welche S förmig gekrümmt sich aus der Ebene der Basilarmembran aufrichten, und oben in ein kurzes horizontales Stück f g übergehen; an diese setzen sich in ihrer Verlängerung ähnliche horizontale Stückchen g h an, die ähnlich gekrümmten entgegenstrebenden Plättchen h i angehören; letztere sind auf der Membrana basilaris befestigt; je zwei der letzteren kommen auf drei der ersteren. Die ersteren senden von ihren Gelenkstücken ausserdem nach unten gegen die Membrana basilaris kurze Plättchen k, die letzteren ebenfalls von ihren Gelenkstückchen horizontal nach aussen kleine löffelförmige Fortsätze l. — Die Nervenfasern n verlieren bei ihrem Austritt aus den Canälchen wie die der Ampullen (s. oben) ihre Scheiden, verlaufen als nackte (oft varicöse) Axencylinder senkrecht gegen die Richtung der Plättchen, parallel dem Rande der Lamina ossea, und endigen in Zellen, von denen stets eine in dem Winkel f e b zwischen einem Plättchen und der Membrana basilaris, und eine andere in dem Winkel h f k zwischen den Gelenkstücken und den nach unten strebenden Plättchen eingeklemmt ist.



In allen Organen des inneren Ohrs sind also Vorrichtungen an den Nervenendigungen angebracht, welche die mechanische Erregung derselben zu begünstigen scheinen: in den Ampullen die Borsten, welche, durch die durchziehende Wasserwelle in Be-

*) Als „Zähne erster Reihe" bezeichnet Corti die dichtgedrängten länglichen Vorsprünge der oberen Knochenlefze c der Lamina ossea, von welcher das Deckblatt der Lamina spiralis entspringt.

wegung gesetzt, mit ihren Basalblasen die Nervenendigungen erschüttern können; in den Vorhofssäckchen die Otolithen, welche den Nervenendigungen aufs Genauste anliegend, bei der geringsten Erschütterung jene percutiren müssen; endlich in der Schnecke die Zahnreihen, deren federförmige Auf- oder Abbewegung jedesmal auf die eingeklemmten Nervenzellen einen Druck ausüben muss. Jedoch sind alle Untersuchungen noch zu mangelhaft und unsicher*), als dass derartige Vorstellungen grosses Vertrauen verdienen könnten.

Noch mangelhafter sind die Kenntnisse über die besondere Function der verschiedenen Endorgane, also der verschiedenen Labyrinththeile. Eine frühere Ansicht (E. H. WEBER), dass die Schnecke vorzugsweise zur Wahrnehmung der durch Knochenleitung vermittelten Gehöreindrücke diene, stützte sich auf die irrthümliche Angabe, dass die Nervenenden der Schnecke auf der Lamina ossea angebracht wären. Sie wird zur Genüge wiederlegt durch den Nachweis des CORTI'schen Organs und durch das Fehlen der Schnecke bei Thieren, die nur durch Knochenleitung hören können, z. B. bei den Fischen. Die regelmässige Anordnung der CORTI'schen Zähne, welche die Wasserwelle wie die Tasten einer Claviatur durchläuft, macht die Vorstellung sehr verlockend, dass jede Taste, jeder Zahn gewissermaassen für einen Ton von bestimmter Höhe gestimmt sei, und durch die ihm entsprechende Welle daher allein angesprochen werde (HELMHOLTZ), so dass die Schnecke zur Wahrnehmung der Tonhöhe, die übrigen Labyrinthorgane dagegen nur zur Wahrnehmung von Schall überhaupt namentlich von Geräuschen bestimmt seien. Die Wahrscheinlichkeit dieser Hypothese, welche ganz analog ist der beim Sehorgan besprochenen (p. 275), wird weiter unten gezeigt werden.

Qualitäten der Gehörempfindung.

Die Erregung der Endorgane des Acusticus durch die Wellenbewegungen des Labyrinthwassers, sowie jede beliebige andere Erregung von Acusticusfasern, bewirkt eine Gehörempfindung. Die Höhe (Elongation) der Wellen bedingt die Intensität des Hörens, die Länge der Wellen, oder die Zahl der Schwingungen in der Zeiteinheit bedingt die Höhe des gehörten Tones. Der

*) So werden neuerdings wieder (Hartmann) die verzweigten Endigungen der Axencylinder in den Ampullen und Säckchen geleugnet, und statt ihrer die früher behaupteten schlingenförmigen Umbiegungen der Fasern wieder angenommen.

Umfang des Gehörvermögens in Bezug auf die Höhe ist sehr bedeutend, und die p. 302 angegebenen Grenzen sind wahrscheinlich gar nicht durch die Erregbarkeit des Hörnerven, sondern durch die Schwingungsfähigkeit der zuleitenden Organe, z. B. des Trommelfells bedingt. Indess selbst das Intervall zwischen dem dort angegebenen tiefsten (40 Schw.) und höchsten (16000 Schw.) Tone beträgt ungefähr 7 Octaven, während das Intervall zwischen den äussersten sichtbaren rothen und violetten Strahlen, in analoger Weise berechnet, noch nicht Eine Octave beträgt.

Gegenstand der Gehörempfindungen sind aber für gewöhnlich keine einfachen Töne, ebenso wie wir für gewöhnlich keine einfachen Spectralfarben, sondern Mischfarben sehen. Die gewöhnlichen Schalle sind Klänge oder Geräusche.

Das Wesen der Klänge, ihre Zerlegbarkeit in einfache Töne, ist bereits früher (p. 219 f.) erörtert worden. Einfache Töne kann man nur künstlich hervorbringen, und zwar dadurch, dass man einen auf einen Partialton eines Klanges abgestimmten Resonator durch den Klang zum Mittönen bringt, z. B. einen der p. 220 erwähnten Resonatoren, oder die Resonanzröhren p. 230, oder eine Monochordsaite, auf der man eine klingende Stimmgabel so lange verschiebt, bis eine Saitenlänge getroffen ist, deren Eigenton (Schwingen der Saite in Knoten vorausgesetzt) mit einem Partialton des Stimmgabel-Klanges übereinstimmt (Helmholtz).

Werden nun zwei verschiedene einfache Töne gleichzeitig angegeben, so machen sich, bei einer gewissen Stärke derselben, gegenseitige Störungen ihrer Wellensysteme bemerkbar, durch welche in den schallleitenden Medien, z. B. in der Luft, neue Schwingungen entstehen, und zwar solche deren Schwingungszahl der Differenz, und andre, deren Schwingungszahl der Summe beider primären Schwingungszahlen gleich ist. Obgleich nun in diesem Falle nur Ein resultirendes Wellensystem das Ohr trifft, und unverändert durch die schallleitenden Medien den Nervenendapparaten zugeführt wird, werden doch bei genügender Stärke vier einzelne Töne gleichzeitig gehört, die beiden primären und zwei Combinationstöne: ein Differenz- und ein Summationston.

Wird ferner ein Klang angegeben, so wird dieser in seiner specifischen Zusammensetzung erkannt (was dadurch bezeichnet wird, dass man den Hauptton in specifischer Klangfarbe, Timbre höre, s. p. 220). Ausserdem aber kann man sogar jeden einzelnen Partialton des Klanges heraushören, auch ohne beson-

dere Uebung, wenn man ihn nur unmittelbar vor Ertönen des Klanges einzeln angegeben hat (Helmholtz).

Endlich hört man bei gleichzeitigem Ertönen vieler Klänge nicht ein Geräusch, wie man nach dem complicirten das Ohr durchlaufenden resultirenden Wellensystem erwarten müsste, sondern man unterscheidet deutlich jeden einzelnen Klang; ja man kann sogar aus einem Orchester ein einzelnes Instrument heraushören und für sich verfolgen.

Alle diese Erfahrungen deuten nun darauf hin, dass es im Gehörorgan eine Vorrichtung giebt, welche jedes auch noch so complicirte Wellensystem in einfach pendelartige Schwingungen zerlegt, die nun einzeln als Töne wahrgenommen werden, etwa wie der Klang durch Resonatoren (p. 220) in seine Bestandtheile zerlegt werden kann. Diese Vermuthung wird aber zur Gewissheit erhoben durch folgende Erfahrung (Helmholtz): combinirt man mehrere einfache Töne zu einem Klange, und lässt die einzelnen zu beliebigen Zeiten anfangen, so dass sie mit verschiedenen Phasen ihrer Schwingungen in einander greifen, so entstehen die mannigfaltigsten Verschiedenheiten des combinirten Wellensystems. Erregt nun das Wellensystem als solches den Gehörnerven zu verschiedenen Formen der Thätigkeit (p. 249), so müssen offenbar bei diesen Versuchen stets verschiedene Klangeindrücke wahrgenommen werden. Der Versuch, angestellt mit dem p. 230 erwähnten Vocalapparat, lehrt aber, dass in allen Fällen derselbe Klang gehört wird; die geringste Verschiedenheit würde sich als ein Unterschied im Vocalklange markiren.

Eine Vorrichtung jener Art muss man nun, wie bereits p. 307 erwähnt, in der Schnecke vermuthen: nimmt man an, das jeder Bogen derselben eine besondere Schwingungszahl hat, und dass die Intervalle der einzelnen sehr gering sind, so wird ein einfach pendelartiges Wellensytem (eines einfachen Tons), welches die Schnecke durchläuft, vorzugsweise Einen Bogen, schwach die benachbarten in Mitschwingung versetzen; ein combinirtes System (eines Klanges) aber wird ebenso die den Partialtönen entsprechenden Bogen bewegen, wie ein in ein Klavier hineingesungener Vocal die entsprechenden Saiten (p. 229). Man braucht nun nur noch, entsprechend dem Princip der specifischen Energieen (p. 249) anzunehmen, dass jeder Bogen (resp. die durch denselben gepresste Ganglienzelle p. 307) durch eine besondere Nervenfaser mit einem besonderen Centralorgan in Verbindung steht, dessen Erregung mit

der Vorstellung eines einfachen Tons verbunden ist, und dass die Aufmerksamkeit, abweichend vom Gesichtsorgan, auf jede einzelne Nervenfaser concentrirt werden kann. (Vgl. die analoge Hypothese beim Sehorgan, p. 275).

Auch folgende Betrachtung (HELMHOLTZ) spricht zu Gunsten dieser Hypothese: Ein Triller mit der Geschwindigkeit von 10 Tonschlägen in der Secunde kann in allen Tonlagen bis zum A (110 Schwingungen) herab mit vollkommner Schärfe gehört werden, ohne dass der Eindruck des Abwechselns zweier Töne sich durch Nachtönen der schwingenden Theile im Ohre verwischt; letzteres geschieht erst unterhalb A. Nimmt man nun an, dass die Schwingung bis auf $^1/_{10}$ ihrer Intensität herabgesunken sein muss, um bei der Wiederkehr desselben Tones, also nach $^1/_5$ Secunde, nicht mehr gehört zu werden, so ergiebt sich dass die durch A in Schwingung versetzten Theile im Gehörorgan nach $^1/_5$ Secunde, also nach 22 Schwingungen, nur noch mit $^1/_{10}$ ihrer ursprünglichen Intensität nachschwingen. Hieraus aber lässt sich nach theoretischen Sätzen berechnen, dass Töne, welche um einen halben Ton von A verschieden sind (also Ais und As) die durch A in Schwingung versetzten Theile höchstens mit $^1/_{10}$ der Intensität in Schwingung versetzen können, als A selbst, so dass also nach der obigen Annahme die durch A in Schwingung versetzten Theile nicht zugleich zum Hören von Ais und von As benutzt werden können; für diese Töne müssen also andre schwingende Theile im Ohre vorhanden sein.

Die Schnecke soll etwa 3000 CORTI'sche Bogen enthalten (KÖLLIKER). Rechnet man hiervon 200 für nicht musicalisch brauchbare Töne ab, so bleiben 2800 für die hörbaren ungefähr 7 Octaven (von C_{II} bis h^{VI}); es kommen also 400 auf jede Octave und $12 : 400 = 33^1/_3$ auf jedes halbe Tonintervall. Da nun geübte Musiker noch $^1/_{64}$ einer halben Tonstufe unterscheiden sollen (E. H. WEBER), so kann man annehmen, dass ein zwischen zwei CORTI'sche Fasern treffender Ton beide mit ungleicher Intensität anspricht, und dass nach dieser Verschiedenheit die Tonhöhe beurtheilt wird (HELMHOLTZ).

Zur Hervorbringung einer Tonempfindung sind mindestens zwei mit genügender Geschwindigkeit auf einander folgende Schwingungen erforderlich; eine einzelne kann nur als Stoss empfunden werden. Hält man z. B. gegen die Zähne eines sich drehenden (SAVART'schen) Zahnrades ein Kartenblatt, so dass ein Ton entsteht, so bleibt derselbe Ton hörbar, wenn bei bleibender Umdrehungsgeschwindigkeit die Zähne allmählich bis auf zwei entfernt werden; nur wird er immer dumpfer, wie eine Farbe matter wird, wenn sie mit viel „Schwarz" gemischt ist. Wird auch der vorletzte Zahn entfernt, so verschwindet der Ton und es bleibt nur ein „Stoss" übrig (vermuthlich ein sehr schnell abnehmendes Wellensystem).

Combiniren sich sehr viele verschiedene einfache Töne, so dass das Gehörorgan sie nicht zerlegen kann, oder folgen sie sich so schnell auf einander, dass die Nachtöne (s. unten) der vorherge-

henden sich mit den folgenden combiniren, so dass ein unzerlegbares Gewirr entsteht, in welchem nichts Periodisches mehr erkannt wird, so pflegt man die resultirende Empfindung ein „Geräusch" zu nennen. Viele Geräusche sind daher nur sehr complicirte Klänge, welche deutlich einen Hauptton, oft in der Klangfarbe eines Vocales, erkennen lassen; nach diesem Vocal werden sie onomatopoëtisch benannt („Klirren, Donnern, Knattern, Schmettern," u. s. w.) — Ausser diesen scheinbar unperiodischen Schwingungen, welche aber doch immer periodisch sein müssen, weil sie aus Tönen zusammengesetzt sind, giebt es nun auch wirklich unperiodische Schallschwingungen, deren Eindrücke auf das Ohr ausschliesslich als Geräusche bezeichnet werden sollten (Helmholtz). Durch welche Theile des Gehörorgans die Wahrnehmung der Stösse und Geräusche vermittelt werde, darüber giebt es nur unbewiesene Hypothesen (Ampullen und Otolithensäckchen?).

Harmonie der Klänge.

Treffen mehrere Töne oder Klänge gleichzeitig das Ohr, so entsteht bekanntlich ein angenehmeres oder unangenehmeres Gefühl unter Bedingungen, welche mit dem Verhältniss der Schwingungszahlen jener im engsten Zusammenhange stehen. Man unterscheidet hiernach consonante (wohlgefällige) und dissonante Zusammenklänge. Das Octavenverhältniss (1 : 2) und die Duodecime (1 : 3) bilden die vollkommenste Consonanz: dann folgen in der Richtung zur Dissonanz: Quinte (2 : 3), Quarte (3 : 4), grosse Sexte (3 : 5), grosse Terz (4 : 5), kleine Sexte (5 : 8), kleine Terz (5 : 6), u. s. w. — Diese Erscheinung lässt sich vollkommen durch die Hypothese erklären (Helmholtz), dass das Unangenehme der Dissonanz in den durch sie bedingten Schwebungen beruhe, d. h. auf Schwankungen der Intensität durch Interferenz zweier in ihrer Wellenlänge etwas verschiedenen Wellensysteme. Zwei gleichzeitige, verschieden hohe Töne müssen sich nämlich verstärken, so oft zwei Wellenberge oder zwei Thäler zusammentreffen, schwächen dagegen oder selbst aufheben, sooft Berg auf Thal fällt. Die Periode der Schwebung muss offenbar der Differenz der Schwingungszahlen beider Töne gleich sein. Die Schwebungen sind daher um so seltener, je kleiner das Intervall beider Töne ist und je tiefer sie liegen. Sind sie zu häufig um einzeln (als „Stösse") wahrgenommen zu werden, so geben sie dem Eindruck eine peinliche Discontinuität (vergleichbar dem Flackern eines Lichts). Das Maxi-

mum der Wirre und Rauhigheit liegt bei 33 Schwebungen i. d. Sec. Zwei gleichzeitige Klänge wirken nun um so dissonanter, je mehr durch nahes Zusammentreffen von Partialtönen, unter sich oder mit Combinationstönen (p. 308), Anlass zu Schwebungen mässiger Frequenz gegeben ist.

Es sei a die Schwingungszahl des Grundtons (C) in einem Klange mit vollständiger Obertonreihe; es lassen sich dann für abgeleitete Klänge, deren Grundtöne höher als C sind, die Partialtöne folgendermaassen entwickeln:

Klänge.		Schwingungszahlen der Partialtöne.									
Grundklang	(C)	a	2a	3a	4a	5a	6a	7a	8a	9a	10a
Octave	(c)		2a		4a		6a		8a		10a
Duodecime	(g)			3a			6a			9a	
Quinte	(G)	3/2a		3a		9/2a	6a	15/2a		9a	
Quarte	(F)	4/3a	8/3a		4a		16/3a	20/3a	8a	28/3a	
Gr. Sexte	(A)	5/3a			10/3a	5a		20/3a	25/3a		10a
Gr. Terz	(E)	5/4a	5/2a		15/4a	5a	25/4a	15/2a	35/4a		10a
Kl. Sexte	(Gis)	8/5a			16/5a	24/5a		32/5a	8a	48/5a	
Kl. Terz	(Dis)	6/5a	12/5a		18/5a	24/5a	6a	36/5a	42/5a	48/5a	

Aus dieser Tabelle ersieht man, dass in dem Klange der Octave und der Duodecime keine Partialtöne vorkommen, die nicht schon im Grundklang vorhanden sind; es ist also hier nirgends Schwebung möglich: die Octave und die Duodecime sind „absolute" Consonanzen. In den Klängen der Quinte und Quarte kommen dagegen Partialtöne vor, die nicht im Grundklang enthalten sind, aber diese collidiren nicht so nahe mit den zunächstliegenden des Grundklangs, dass Schwebungen entstehen könnten: die Quinte und Quarte sind „vollkommne" Consonanzen. Bei der grossen Sexte und grossen Terz („mittlere" Consonanzen), noch viel mehr aber bei der kleinen Sexte und kleinen Terz („unvollkommne" Consonanzen), und dann bei den Septimen, Secunden, etc. (Dissonanzen) ist dagegen vielfach Gelegenheit zu Schwebungen der Partialtöne gegeben; denn man sieht dass die Brüche den ganzen Zahlen immer näher kommen. Natürlich wird dasselbe Intervall um so leichter zur Dissonanz Anlass geben, je tiefer es angegeben wird (vgl. oben). Auf diesen Principien beruhen die Lehren der Harmonie, der Accordarten, u. s. w., auf welche hier nicht eingegangen werden kann. Auch für die Aufeinanderfolge der Klänge (Melodie) ist das Verhältniss ihrer Partialtöne (ihre „Verwandtschaft") von Bedeutung; folgt auf einen Klang seine Octave, so werden keine neuen Töne gehört, die Aufmerksamkeit also nicht durch einen neuen Eindruck gefesselt; wohl dagegen wenn die Quinte oder Quarte folgt, u. s. w.

Aeusseres Hören.

Die Ursache jeder Tonempfindung, deren zu Stande Kommen durch das Trommelfell vermittelt ist, verlegt die Seele nach aussen, während die durch Knochenleitung vermittelten im Kopfe selbst

entstanden scheinen. Taucht man z. B. mit dem Kopfe unter Wasser, so werden die Gehöreindrücke nur dann nach aussen verlegt, wenn der äussere Gehörgang mit Luft gefüllt ist (WEBER). Da indess auch in diesem Falle die Hauptleitung durch die Kopfknochen geschieht, so scheint die Sensibilität des Trommelfells, nicht etwa eine besondere Form der Labyrinthwellen, welche vom Steigbügel ausgehen, die Empfindung des äusseren Ursprungs zu bewirken. Wenn das ist, so kann man sich auch vorstellen, dass die Empfindung des Trommelfells über die Richtung der anlangenden Schallwellen belehrt und ebenso vielleicht die der Ohrmuschel, die durch ihre zahlreichen Vorsprünge besonders geeignet ist, über den Winkel, unter dem die Schallstrahlen auffallen, zu urtheilen (WEBER), namentlich wenn etwa Bewegungen derselben zu Hülfe genommen werden. (Vgl. auch unten.)

Subjective Gehörempfindungen.

Wie beim Sehorgan, so giebt es auch hier gewisse auf den Eigenthümlichkeiten der Nervenerregung oder auf Nervenschwächen beruhende „subjective Gehörempfindungen". Diese scheinen jedoch nur sehr beschränkt vorzukommen, und sind erst zum geringsten Theile erforscht. Nachtöne, analog den Nachbildern, können deshalb nicht so leicht wie diese beobachtet werden, weil dazu eine directe Bestimmung der Dauer des Tones und der Dauer der Empfindung nöthig wäre, und doch nur die Empfindung auch über jene Aufschluss geben kann (während beim Auge die Bestimmung der Zeit nicht dem empfindenden Organ selbst zufällt). Dennoch kann man auf das Vorhandensein von Nachtönen mit Wahrscheinlichkeit daraus schliessen, dass bei einer Reihe schnell auf einander folgender Töne (wie sie entsteht, wenn man den Abstand der Zähne am SAVART'schen Rade von Strecke zu Strecke wechseln lässt) eine Mischung derselben in Form eines Geräusches entsteht, analog der Farbenmischung auf dem Farbenkreisel (p. 278). Sehr lang anhaltende Nachtöne, z. B. das „in den Ohren Klingen" eines Tones oder gar eines Musikstücks lange nach dem Verklingen gehören zu den psychischen Erscheinungen; ebenso andre Gehörhallucinationen. — Zu den subjectiven Gehörempfindungen wird ferner das Ohrenklingen und Ohrensausen gerechnet, Töne und Geräusche, die von Erregungen des Hörnerven durch unbekannte Einflüsse, namentlich bei krankhaft erhöhter Erregbarkeit, herrühren sollen. — Ob auch Irradiations- und Inductionserscheinungen im Gehörorgan vorkommen, weiss man nicht. Analog den entsprechenden optischen Phänomenen (p. 278) würde man, wenn man die oben besprochene Ansicht von der räumlichen Nebeneinanderlagerung der tonempfindenden Elemente festhält, es Irradiation zu nennen haben, wenn mit einem stark empfundenen Tone auch Nachbartöne, vielleicht solche, deren Schwingungszahl der seinigen sehr nahe steht, mittönten; Induction dagegen, wenn bei Wahrnehmung eines Tones entweder alle übrigen schwach mitgehört würden, oder andre zugleich gehörte etwas in der Höhe oder dem Timbre modificirt erschienen.

Entotische Wahrnehmungen.

Von den subjectiven Gehörempfindungen sind auch hier die **entotischen** zu unterscheiden, objective Wahrnehmungen, deren Ursache jedoch im Gehörorgan selbst liegt. Hierher gehören: 1. Brausende Geräusche, hervorgebracht durch Schwingungen der Luft im äusseren Gehörgang oder in der Paukenhöhle, wenn diese von der äusseren Atmosphäre abgesperrt sind (ersterer durch vorgehaltene oder eingesteckte verschliessende Körper, durch Ohrenschmalz, u. s. w., letztere durch Verschliessung der Tuba Eustachii); jene erscheinen besonders stark, wenn die Luft in einem an den Gehörgang als dessen Verlängerung angesetzten hohlen Körper, z. B. einer Röhre, mitschwingt. 2. Das p. 301 erwähnte knackende Geräusch bei Contraction des Tensor tympani; über dessen Deutung s. daselbst. 3. Klopfende Geräusche, hervorgebracht durch das Pulsiren der Arterien im Gehörorgan, oder das fortgeleitete fernerliegender Arterien. bes. wenn man mit dem Ohre auf einem harten Körper liegt, — und viele andere.

Hören mit beiden Ohren.

Das Hören mit beiden Ohren gewährt, analog dem Sehen mit beiden Augen, 1. eine gegenseitige Unterstützung und Ausgleichung von einseitigen Fehlern, 2. eine Beihülfe zur Schätzung des Ortes des schallerzeugenden Körpers. Ob wie bei den Augen „identische Puncte" beider Gehörnervenenden vorhanden sind, ob z. B. die Erregung zweier correspondirender Fasern beider Schnecken als eine einzige Empfindung wahrgenommen wird, lässt sich nicht entscheiden; wir hören zwar einen einzigen Ton, von dem man also annehmen darf, dass er correspondirende Schneckenelemente erregt, mit beiden Ohren nur einfach; wir unterscheiden aber zwei Töne, wenn wir jedes Ohr besonders durch gleich hohe Töne gleichzeitig erregen lassen, vorausgesetzt, dass ihre Intensität verschieden ist, oder dass die Erregbarkeit beider correspondirenden Gehörelemente nicht gleich ist. Letzteres wird durch folgenden Versuch bewiesen: Hält man vor beide Ohren zwei gleiche, tönende Stimmgabeln, und dreht die eine so um ihre Axe, dass der Ton abwechselnd (viermal während einer Umdrehung) verschwindet und wieder auftritt, so hört man nicht etwa die andere continuirlich, sondern beide tönen abwechselnd, die nicht gedrehte nur, während die andere nicht gehört werden kann (Dove). Die Erregbarkeit nimmt nämlich während des Tönens ab, auf der Seite der gedrehten Stimmgabel natürlich weniger als auf der andern, und bei gleich starker Erregung wird nur auf der Seite der grösseren Erregbarkeit ein Ton wahrgenommen. (Der Erfolg tritt natürlich nicht ein, wenn beide Töne verschieden sind.) Man kann aus diesem Versuche schliessen: entweder dass die Erregung

zweier correspondirender Elemente beider Ohren unterschieden wird, oder dass sie als eine einzige wahrgenommen, und nur auf die Seite der stärkeren Erregung verlegt wird; beides spricht gegen die Analogie mit dem Gesichtsorgan. Jedoch ist der Versuch desshalb wenig beweisend, weil höchst wahrscheinlich die Klänge beider Stimmgabeln nicht absolut gleich sind. Eine andere Thatsache, welche gegen das Vorhandensein einer gemeinsamen Empfindung zu sprechen scheint, ist die, dass bei den meisten Personen (Fessel, Fechner), besonders aber bei pathologischen Zuständen (v. Wittich), das eine Ohr denselben Ton höher empfindet, als das andre. Jedoch lässt sich dieselbe auch dadurch erklären, dass die derselben Empfindungshöhe entsprechenden Corti'schen Bogen ungleiche Schwingungszahlen haben, so dass derselbe Ton in beiden Ohren verschiedene, nicht zusammengehörige Fasern anspricht.

Beurtheilung der Richtung.

Ueber die Richtung des Schalles müssen natürlich zwei gegenüberliegende Trommelfelle und Ohrmuscheln (p. 313) sicherer belehren, als eine einzige, zumal wenn Drehungen des Kopfes ihre Standpuncte gegen den tönenden Körper verändern; ja es wäre denkbar, dass der verschiedene Standpunct beider Ohren auch ein Urtheil über Entfernung gestattete. Was die Richtung betrifft, so wird die Stellung beider Ohren am besten zur Entscheidung über seitlich erzeugte Töne geeignet sein. Ueber Vorn und Hinten aber kann nur entschieden werden entweder durch Drehungen des Kopfes, oder durch die Stellung der Ohrmuscheln, welche für die von vorn her kommenden Wellen entschieden günstiger ist; diese werden daher stärker erscheinen als die hinteren. Macht man künstlich letztere dadurch intensiver, dass man die Ohrmuscheln an den Kopf andrückt, und dafür die Hände vor dem Gehörgang nach Art der Ohrmuscheln anlegt, sa entsteht eine Art Täuschung.

Schutzorgane des Ohres.

In gewissem Sinne kann die Ohrmuschel, namentlich bei Thieren, wo sie äusserlich beweglich ist, als Schutzorgan für das Ohr betrachtet werden, da sie durch Vorlagerung von Vorsprüngen (z. B. des Tragus beim Menschen) das Eindringen von Staub und kalter Luft in das Ohr erschwert. Fernere Schutzorgane des Ohres sind die steifen borstenähnlichen Haare (Vibrissae) des

äusseren Gehörgangs und die Ohrenschmalzdrüsen, deren Secret die Wand des Gehörgangs schlüpfrig erhält. Die Bedeutung des Ohrenschmalzes ist unklar; bei Mangel desselben tritt Schwerhörigkeit und Brausen auf, ohne bekannte Ursache. — Das innere Ohr ist durch seine Lage im Innern des Felsenbeins vollkommen vor jedem Eingriff geschützt.

III. DAS GERUCHSORGAN.

Die peripherischen Endorgane der Geruchsnerven, welche als zahlreiche Zweige von den Bulbi olfactorii durch die Löcher der Siebbeinplatte ins Labyrinth eindringen, sind auf einer Membran ausgebreitet, welche schleimhautähnlich den oberen Theil der Nasenhöhle überzieht und sich durch eine hellere Färbung und den Mangel des Flimmerepithels von der übrigen Nasenschleimhaut (SCHNEIDER'schen Haut) unterscheidet. Erregt werden diese Endigungen auf völlig unbekannte Weise durch gewisse gasförmige Körper; die Eigenschaften, denen dieselben ihre Erregungfähigkeit verdanken, sind ebenfalls unbekannt. Zugeleitet werden sie der Riechhaut mittels der Inspiration durch die Nase. Der eingezogene Strom bricht sich an dem vorderen Vorsprung der unteren Muschel dergestalt, dass ein Theil desselben nicht den directen Weg durch den unteren Nasengang zu den Choanen, sondern den Umweg durch die oberen Theile der Nasenhöhle nimmt (BIDDER). Die Erregung geschieht, wie es scheint, nur im ersten Augenblick der Berührung; denn zur dauernden Unterhaltung der Empfindung ist es nöthig, dass immer neue Theilchen des erregenden Körpers mit den Endorganen in Berührung kommen, dass also der erstere in einem Strome durch das Geruchsorgan geführt werde; und der Erfolg ist um so grösser, je schneller der Wechsel der Theilchen geschieht, d. h. je schneller der Strom ist.

Die Bulbi olfactorii, welche man früher als die Riechnervenstämme beschrieb, werden jetzt richtiger als Hirntheile betrachtet. Die wirklichen Olfactorii unterscheiden sich von anderen Nerven dadurch, dass zahlreiche, äusserst feine Primitivröhren in einer gemeinsamen Bindegewebshülle zu einem Bündelchen, und diese Bündelchen erst zu Stämmen vereinigt sind. Die Riechhaut, welche die beiden oberen Muscheln und den oberen Theil der Nasenscheidewand („Regio olfactoria") überzieht, hat folgenden Bau (M. SCHULTZE): Zwischen den cylindrischen, nach der Basis zugespitzt auslaufenden Epithelzellen finden sich bipolare spindelförmige Zellen, welche einen Fortsatz nach der Oberfläche, und einen in die Tiefe senden; letzterer soll identisch sein mit den feinen Primitivfasern des Olfactorius, ersterer ist mit einem Bündel äusserst zarter langer Härchen besetzt,

welche über die Oberfläche hinausragen; die Spindelzellen werden demnach als Nervenzellen betrachtet.

Dass nur gasförmige Körper erregungsfähig sind, ersieht man daraus, dass die Anfüllung der Nasenhöhle mit einer starkriechenden (flüchtigen) Flüssigkeit, z. B. Eau de Cologne, keine Geruchsempfindung verursacht (Weber). Dass ferner der riechende Stoff in einem Strome über die Regio olfactoria geführt werden muss, ist bekannt; denn durch Anhalten des Athems oder durch ausschliessliche Mundathmung kann man sofort jede Geruchsempfindung aufheben, selbst wenn die Atmosphäre, also auch die Luft der Nasenhöhle, mit riechenden Stoffen gefüllt ist. Umgekehrt sucht man durch schnelle und häufige Inspirationen durch die Nase („Schnüffeln") den Geruchseindruck zu verstärken. — Die Nothwendigkeit der Hinleitung des Luftstroms zur Regio olfactoria mittels des vorderen Vorsprungs der unteren Muscheln ergiebt sich daraus, dass der riechende Stoff nicht gerochen wird, wenn er erst in den Mund und dann durch die Choanen von hinten in die Nase gebracht wird (Bidder). — Die meisten riechenden Stoffe wirken schon in ausserordentlich grosser Verdünnung, so dass eine verschwindend kleine Menge zu der Atmosphäre eines ganzen Zimmers gemischt, dieselbe schon riechbar macht.

Geruchsempfindungen.

Die Erregung der Geruchsnervenendigungen, ebenso wahrscheinlich jede beliebige Erregung der Stämme, verursacht gewisse Empfindungen, die wir Gerüche nennen. Dieselben unterscheiden sich von einander ihrer Intensität und ihrem Character nach. Die Intensität scheint abzuhängen: 1. von dem Gehalte des Gasgemisches an dem riechenden Stoffe, 2. von der Geschwindigkeit des Durchströmens, 3. von der Anzahl der getroffenen Riechelemente; wenigstens haben die Thiere, deren Geruchsorgan eine sehr grosse Oberfläche hat, das feinste Geruchsvermögen. — Die Ursache des besonderen Characters eines Geruches ist ebenso unbekannt, wie die der Riechbarkeit überhaupt; auch giebt es keinerlei Eintheilung oder Scale, ja nicht einmal Namen für die verschiedenen Gerüche, sondern wir bezeichnen sie nur nach irgend einem Körper, dem sie eigenthümlich sind, und dessen wir uns bei der Empfindung des gleichen oder ähnlichen Geruchscharacters erinnern.

Dass auch mechanische, electrische, u. s. w. Erregung der Olfactorii Geruchsempfindungen veranlasst, ist nach der Analogie aller übrigen Sinnesnerven kaum zweifelhaft, aber noch nicht sicher experimentell erwiesen; der fast einzig sichere Weg den Olfactoriis electrische Stromzweige zuzusenden, ist der, die Nasenhöhle mit Wasser zu füllen, und in dieses die eine Electrode zu tauchen; hier aber verursacht die gleichzeitige Erregung der sensiblen Trigeminuszweige so heftige Schmerzen, dass über Geruchsempfindungen nicht zu entscheiden ist (Rosenthal). — Bei der Erregung der Olfactoriusenden durch Riechstoffe scheinen die oben erwähnten Härchen bedeutend betheiligt zu sein; man glaubt dies daraus

schliessen zu können, dass die Erfüllung der Nasenhöhle mit Wasser*) das Riechvermögen auf einige Zeit aufhebt (E. H. WEBER), und dass nach anderen Erfahrungen die Härchen bei Berührung mit Wasser durch starkes Aufquellen für einige Zeit unsichtbar werden (SCHULTZE). — Das Princip der specifischen Energie (p. 249) dürfte auch hier wie beim Gesichts- und Gehörorgan (p. 275 und 309) die Annahme verschiedener Arten von Geruchsfasern rechtfertigen, deren jede durch eine besondere Art von Riecheinflüssen erregt wird und eine besondere Empfindung verursacht; wie viele solcher Arten man anzunehmen habe, dazu fehlt jeder Anhaltspunct.

Von den Geruchseindrücken sind diejenigen wohl zu unterscheiden, welche durch Erregung der sensiblen Trigeminusfasern in der Nasenschleimhaut erzeugt werden; Ammoniakdämpfe z. B wirken vorzugsweise auf diese letzteren, und werden daher auch nach Zerstörung der Olfactorii durch Empfindung wahrgenommen, oder erregen Reflexbewegungen (Niesen).

Ueber subjective Geruchsempfindungen ist nicht viel ermittelt, gewisse krankhafte Zustände der Nase (Schnupfen, etc.) heben das Geruchsvermögen zeitweise auf, und bringen selbst abnorme Geruchseindrücke hervor. Ueber „Nachgerüche" ist so gut wie Nichts bekannt. Verf. bemerkt nach gewissen lebhaften Gerüchen, z. B. nach cadaverösen, dass jede innerhalb einiger Stunden folgende unangenehme Geruchsempfindung auf das deutlichste den Character der ersten hat. — Ueber die Beziehungen beider Nasenhöhlen zu einander weiss man nur, dass die Erregung beider durch verschiedene Gerüche gewöhnlich nicht zu einem einzigen Eindrucke verschmolzen wird, sondern einen gewissen Wettstreit der beiden Wahrnehmungen verursacht (VALENTIN).

Als Schutzorgan für die eigentliche Riechhaut kann die Nasenschleimhaut angesehen werden, welche die eindringende Luft von gröberen schädlichen Beimengungen befreit (p. 74). Andrerseits wird das Geruchsorgan gewöhnlich als Wächter für die Respiration angesehen, da die meisten schädlichen Verunreinigungen der Atmosphäre riechbar sind, und daher durch das Geruchsorgan angezeigt werden.

IV. DAS GESCHMACKSORGAN.

Ueber den Geschmackssinn sind die Kenntnisse mangelhafter als über irgend ein anderes Sinnesorgan. Nicht einmal der **Ort** des Geschmacksorgans ist genau bestimmt, 1. weil nur äusserst schwer die Geschmacksempfindungen von anderen Empfindungen genügend zu sondern sind, die meist bei der Application schmekkender Körper auftreten, nämlich Geruchs- und Tasteindrücke, — 2. weil die schmeckenden Flüssigkeiten sich sehr leicht von jeder

*) Die mehrfach erwähnte Anfüllung der Nasenhöhle mit Flüssigkeiten geschieht von den Nasenlöchern aus, während man auf dem Rücken liegt. Der Abfluss durch die Choanen in den Pharynx wird durch das an die Pharynxwand sich anlegende Gaumensegel verhindert (Weber).

beliebigen, also auch von einer nicht geschmacksfähigen Applicationsstelle in der Mundhöhle zu den eigentlichen Geschmacksorganen verbreiten. Daher wird der Ort des Geschmacksorganes sehr verschieden angegeben. Unzweifelhaft ist die Zungenwurzel beim Geschmack betheiligt; streitig dagegen ist, ob nur diese (BIDDER, WAGNER), oder auch die Zungenspitze und die Zungenränder (SCHIRMER, KLAATSCH und STICH), der weiche Gaumen (J. MÜLEER, DRIELSMA), oder wenigstens ein Theil desselben (SCHIRMER, KLAATSCH und STICH), selbst der harte Gaumen (DRIELSMA) Geschmacksorgan sei. Demgemäss werden auch die Geschmacksnerven verschieden angenommen, von den Einen nur der Glossopharyngeus, von Andern auch der Trigeminus (R. lingualis und Rr. palatini). Ueber die Endigungsweise der Geschmacksnerven ist ebensowenig etwas Sicheres bekannt.

Als Endorgane der Geschmacksnerven werden allgemein die Papillen des Zungenrückens, und zwar vorzugsweise die Papillae circumvallatae der Zungenwurzel angesehen; sie sind sehr reich an eintretenden Nervenfasern und nur mit dünnem Epithel bedeckt. Ihr feinerer Bau ist noch durchaus streitig: für die flimmernde Froschzunge ist behauptet worden (BILLROTH), dass die Nervenfasern mit den in die Tiefe dringenden Ausläufern gewisser nicht flimmernder Epithelzellen in Verbindung stehen, während die flimmernden Zellen durch ihre Ausläufer mit den anastomosirenden Bindegewebszellen und ausserdem direct oder durch die Vermittelung der letzteren mit den verzweigten Muskelfasern der Froschzunge communiciren. Andre wollen freie Nervenendigungen in den Papillen gesehen haben (FIXSEN).

Die Erregung der Geschmacksnerven geschieht durch gewisse flüssige oder wenigstens in der Mundflüssigkeit lösbare Substanzen; zu diesen gehören vermuthlich auch die grossentheils (STICH) schmeckbaren Gase. Der Erregungsvorgang ist völlig unbekannt. Der Erfolg der Erregung der Endorgane, ebenso jeder beliebigen (electrischen, u. s. w.) Erregung der Geschmacksnerven sind die „Geschmacksempfindungen“, die sich der Intensität und dem Character nach unterscheiden. Die Intensität hängt ab von der Stärke, der Dauer der Erregung und von der Zahl der erregten Fasern. Geschieht die Erregung durch eine schmeckende Substanz, so muss demnach der Geschmack um so intensiver sein, 1. je erregungsfähiger die Substanz ist, 2. je concentrirter sie einwirkt, 3. je länger sie einwirkt, 4. je grössere Flächen des Geschmacksorgans sie berührt, 5. je erregbarer die Nervenenden sind; ihre Erregbarkeit scheint durch Reiben erhöht zu werden. Durch welche Eigenschaften der schmeckenden Körper die verschiedenen empirisch

bekannten, undefinirbaren Charactere des Geschmacks, der süsse, bittre, saure, alkalische, salzige, faulige, bedingt sind, weiss man nicht; die verschiedenen süss schmeckenden Stoffe z. B. (Zuckerarten, Glycerin, Glycin, Bleisalze, Beryllsalze, u. s. w.) gehören den verschiedensten Körpergruppen an, und zeigen in keiner anderen Eigenschaft Uebereinstimmung.

Erregungen der Geschmacksnervenstämme beim Menschen sind nur auf electrischem Wege zu bewerkstelligen. Sendet man einen aufsteigenden Strom durch die Geschmacksnerven (z. B. indem man die positive Electrode einer Kette an die Zungenspitze, die negative aber an irgend einen andern Körpertheil, etwa an die Hand anlegt), so empfindet man einen deutlich sauren Geschmack; ist der Strom absteigend gerichtet, so ist der Geschmack brennend und wird als laugenhaft („alkalisch") bezeichnet. Der Einwand, dass der verschiedene Geschmack von electrischer Zersetzung der Zungenflüssigkeiten herrühre, wird dadurch widerlegt, dass der Geschmack ebenso eintritt, wenn man die metallische Electrode nicht direct, sondern durch Vermittlung eines feuchten Leiters mit der Zungenspitze in Verbindung bringt (J. Rosenthal). Ueber das Verhältniss dieser Thatsache zu der Lehre von der specifischen Energie der Sinnesnerven s. in der Nervenphysiologie p. 249.

Ausser der Geschmacksempfindung bewirkt die Erregung der Geschmacksnerven reflectorisch die Secretion der Speicheldrüsen (Näheres hierüber s. p. 91 f.)

Ueber subjective Geschmacksempfindungen ist nichts Näheres bekannt, obwohl ihr Vorkommen festgestellt ist (Nachgeschmack, etc.). Auch hier sind von den subjectiven Empfindungen die durch gewisse Zustände der Mundschleimhaut bewirkten Geschmackserregungen zu sondern („perverse" Geschmacksempfindungen bei Catarrhen, etc.).

V. DIE ÜBRIGEN SINNESORGANE.

Die durch die übrigen centripetalen Nerven (ausser den Gesichts-, Gehörs-, Geruchs- und Geschmacksnerven) vermittelten Wahrnehmungen werden als „Gefühle" bezeichnet. Sensible Nerven (p. 247) verbreiten sich fast in jedem Körpertheil, jedoch in sehr ungleichem Maasse; am wenigsten wahrscheinlich in den Eingeweiden, ebenfalls wenig in den Muskeln, Knochen, Sehnen u. s. w., sehr zahlreich dagegen in der Haut und den ihr benachbarten Schleimhäuten (Schleimhaut der Mundhöhle, Nasenhöhle, Conjunctiva, u. s. w.).

Die Endorgane der sensiblen Nerven sind erst an wenigen Stellen bekannt, und ihr feinster Bau noch vielfach streitig. Man

kennt bisher folgende Formen: 1. „Tastkörperchen" (WAGNER und MEISSNER), in einem Theil der Papillen der Cutis (die übrigen Papillen tragen Capillarschlingen), am zahlreichsten in der Hohlhand und Fusssohle; länglich ovale, grob und unregelmässig quergestreifte Bläschen, welche fast den ganzen Raum der Papille einnehmen, und in welche eine oder mehrere Nervenfasern, oder Zweige von solchen eintreten; die Endigungsweise der letzteren ist zweifelhaft; behauptet wird, dass sie sich im Inneren des Bläschens verästeln und dass jeder Ast sich in eine Anzahl kurzer, quergerichteter Zweigchen auflöst, welche die Querstreifung bewirken. — 2. VATER'sche (PACINI'sche) Körperchen, viel grösser als jene (1—4^{mm}), im subcutanen Zellgewebe, ebenfalls namentlich der Hohlhand und Fusssohle liegend, ausserdem aber in den sympathischen Plexus der Bauchhöhle (z. B. im Mesenterium der Katze). Sie sind ebenfalls eiförmig und bestehen aus vielfachen concentrischen Bindegewebsschichten, die einen cylindrischen centralen Hohlraum umschliessen; in letzterem verläuft die eintretende Nervenfaser, ohne Markscheide und endigt spitz oder in mehrere kurze Endzweige gespalten. Auch vor dem Eintritt ist die Nervenfaser von geschichtetem Neurilem umgeben. — 3. „Nervenendkolben" (W. KRAUSE), ebenfalls ovale oder mehr kugelige Bläschen von nur 0,03—0,06^{mm}, bestehend aus einer bindegewebigen Hülle mit Kernen und einem weichen homogenen Inhalt, in den die Nervenfaser eintritt, um zugespitzt zu endigen; sie finden sich in vielen Organen, namentlich Schleimhäuten, und liegen hier in der bindegewebigen Mucosa. Vermuthlich sind alle diese Organe Modificationen einer einzigen Grundform, als welche vielleicht die letztgenannten zu betrachten sind. — An sehr vielen Orten, z. B. in den Eingeweiden, den Muskeln, sind die Endorgane der sensiblen (oder reflectorischen) Nerven noch durchaus unbekannt.

Qualitäten der hierhergehörigen Empfindungen.

Jede intensive Erregung der hierhergehörigen Nerven, die man von den vorhergenannten („sensuellen") als „sensible im engeren Sinne" unterscheidet, mag sie nun die Endorgane oder die Stämme treffen, macht sich als eine unangenehme Empfindung, als Schmerz geltend. Ein grosser Theil derselben, nämlich die die Eingeweide, die Knochen, die Gefässe, u. s. w. versorgenden, scheint überhaupt nur durch intensive (pathologische) Einwirkungen erregt zu werden und dann immer Schmerz zu bewirken, wofern nicht als ihre Func-

tion die Erregung von Reflexen anzusehen ist. Die übrigen aber verursachen bei der normalen, mässigstarken Erregung ihrer Endorgane andre, sehr verschiedenartige Empfindungen. Die Erregung der Endorgane kann durch sehr verschiedene Vorgänge geschehen, durch mechanische, chemische, thermische Einwirkungen, aber nicht durch Licht- und Schallschwingungen. Diese Uebereinstimmung der specifischen Erreger (p. 248) mit den allgemeinen Nervenreizen begünstigt die Vorstellung, dass die Endorgane der sensiblen Nerven sehr einfach und nicht wesentlich verschieden von den Stämmen eingerichtet, vielleicht nur durch günstige Lagerung den erregungsfähigen Vorgängen der Aussenwelt zugänglicher sind. — Die Empfindungen, welche aus mechanischer Erregung der Endorgane hervorgehen, nennt man Tastempfindungen, die durch thermische bewirkten Temperaturempfindungen.

Neuerdings ist versucht worden zu veranschaulichen, wie eine in der Längsrichtung auf ein Vater'sches Körperchen wirkende dehnende Kraft besonders stark auf die in ihm liegende Faser comprimirend wirken müsse (Krause). Dehnt man nämlich ein mit Wasser gefülltes Darmstück stark, so verkleinert sich sein Lumen (weil die Elasticität in der Richtung des Radius grösser ist, als in der Längsrichtung); es wird also ein Druck auf den Inhalt ausgeübt. Hat man nun mehrere mit Flüssigkeit gefüllte Därme in einander, analog den Neurilemschichten der Vater'schen Körperchen, und dehnt sie alle, so summiren sich für den innersten alle Drücke der äusseren. Demgemäss sollen diese Organe auch hauptsächlich über Dehnungen in ihrer Längsrichtung Aufschluss geben.

Den Beweis, dass Temperaturempfindungen nur durch thermische Erregung der Endorgane entstehen können, liefert folgender Versuch (E. H. Weber): Taucht man den Ellbogen in eine sehr kalte Flüssigkeit, so fühlt man Kälte höchstens an der eingetauchten Stelle (durch die hier endigenden Fasern), Schmerz dagegen in den Endorganen des Ulnaris, nämlich in den Fingerspitzen; dieser Schmerz übertäubt zugleich die locale Kälteempfindung. Der Versuch ist zugleich ein trefflicher Beweis für die Verlegung der Empfindungsursache in das Endorgan (p. 248).

Tastempfindungen.

Tastempfindungen werden hervorgebracht durch mechanische Einwirkungen verschiedenen Grades, durch Berührung oder Druck. Die Grenze, bei welcher die Intensität der Einwirkung schmerzhaft wird, ist an verschiedenen Körperstellen verschieden. Durch die Tastempfindungen sind wir zu folgenden Schlüssen fähig: 1. Wir schliessen auf das Dasein eines den Körper berührenden Gegenstandes. 2. Aus der Intensität der Empfindung schliessen wir auf die Stärke des ausgeübten Drucks und dadurch unter Umständen auf Gewicht, Spannung, u. s. w. des berührenden Gegenstandes.

Zu diesen Schätzungen ist für gewöhnlich das Muskelgefühl ein sehr wichtiges Mittel, d. h. das Gefühl des Anstrengungsgrades in den beim Tragen, Heben, Ziehen, Drücken, u. s. w. betheiligten Muskeln (vgl. unten). 3. Wir haben fortwährend eine Vorstellung von dem Erregungszustande aller unsrer sensiblen Fasern und empfinden daher unsre Körperoberfläche als „Tastfeld" analog dem Gesichtsfelde (vgl. p. 276). Hierdurch sind wir im Stande den Ort jeder berührten Körperstelle und dadurch den Ort jedes berührenden Körpers unmittelbar zu bestimmen. 4. Wenn ein Körper eine Hautfläche oder mehrere Hautpuncte gleichzeitig berührt, so vermögen wir aus der Lage der verschiedenen Berührungspuncte, aus dem verschiedenen Druck und aus den nicht berührten Lücken einen Schluss auf die Gestalt des berührenden Gegenstandes zu ziehen. Dieser Schluss wird noch sicherer, wenn wir mit der Haut über den Gegenstand hinüberfahren und uns so gleichsam eine Reihe von Tastbildern verschaffen. Am geeignetsten hierzu sind Hautflächen mit sehr zahlreichen sensiblen Endorganen, die zugleich sehr beweglich sind, z. B. Fingerspitzen, Zungenspitze (s. unten). Berühren mehrere verschiedene Hautstellen denselben Gegenstand, so gehört zur Beurtheilung der Gestalt desselben auch die Kenntniss des relativen Orts der verschiedenen Hautstellen. Diese erhalten wir durch das Muskelgefühl (s. unten), weil fast zu jeder Veränderung des relativen Orts Muskelbewegungen geführt haben. Fehlt diese Kenntniss, z. B. bei abnorm verzerrten Ortsverlagerungen, so entstehen Täuschungen über die Gestalt des Gegenstandes. Hierher gehört der „Versuch des Aristoteles": Schlägt man den Mittelfinger so über den Zeigefinger, dass man einen kleinen runden Gegenstand (Erbse, Federhalter) zwischen die Daumenseite des ersteren und die Kleinfingerseite des letzteren bringen und hin- und herrollen kann, so fühlt man stets zwei runde Körper, weil eine Berührung dieser beiden Flächen durch Einen runden Körper ohne Verzerrung nicht vorkommen kann. — Aus sehr gleichmässiger Berührung einer Hautfläche schliessen wir ferner auf das Dasein einer Flüssigkeit, aus dem wenig oder stark zunehmenden Druck beim Vorschieben der Tastfläche auf weichere oder härtere Consistenz, etc. — Diese verschiedenen Schlüsse werden häufig als besondere „Sinne" aufgezählt (Drucksinn, Ortssinn, u. s. w.).

Die Feinheit des Erkennungsvermögens durch die sensiblen Nerven hängt für jede Körperstelle ab: 1. von der reicheren oder

spärlicheren Verbreitung ihrer Endorgane, 2. von der absoluten Empfindlichkeit derselben. —

Die Anzahl der in verschiedenen Hautstellen vorhandenen Endorgane würde sich nur auf anatomischem Wege ermitteln lassen. Experimentell aber lassen sich wenigstens vergleichende Angaben über ihre Verbreitung gewinnen, und zwar nach folgenden Methoden (E. H. WEBER, CZERMAK): 1. Man sucht den kleinsten Abstand, welchen zwei gleichzeitig oder schnell nach einander die Haut berührende Körper haben dürfen, um noch gesondert wahrgenommen zu werden; hierzu dient ein Stangenzirkel mit abgestumpften Spitzen, welche in verschiedenen, direct ablesbaren Abständen auf die Haut gesetzt werden (bei geschlossenen Augen). Der Abstand ist am kleinsten auf der Zungenspitze ($1{,}1^{mm}$), auf der Volarseite der dritten Phalanx ($2{,}2^{mm}$) und auf den rothen Lippen ($4{,}4^{mm}$); am grössten an Rücken, Brust, Hals und Extremitätenstämmen (35—66^{mm}). — Der geringste erforderliche Abstand ist an manchen Stellen, z. B. an den Extremitätenstämmen, in der Querrichtung kleiner als in der Längsrichtung; er ist ferner kleiner, wenn die Spitzen nach einander aufgesetzt werden; er ist kleiner, wenn man von grossem Abstande ausgeht, und den Abstand aufsucht, bei welchem die vorher gesonderten Empfindungen verschmelzen, als wenn man umgekehrt von einem kleinen Abstande ausgehend die Entfernung aufsucht, bei welcher zuerst zwei gesonderte Eindrücke auftreten; er ist endlich kleiner bei grösserer Aufmerksamkeit und grösserer Uebung (daher im Allgemeinen kleiner bei Blinden, GOLTZ); auch soll er kleiner sein, wenn man die Haut mit indifferenten Flüssigkeiten (Oel, Wasser) von der Körpertemperatur umgiebt (SUSLOWA). — Zwei eben noch gesondert empfundene Eindrücke vereinigen sich zu Einem, wenn man die Haut zwischen beiden erregten Puncten durch Kitzeln oder Inductionsströme mit erregt (SUSLOWA); über die Deutung hiervon s. unten. — 2. Man bewegt die beiden gesondert wahrnehmbaren Spitzen bei gleichbleibendem Abstande in zwei parallelen Linien über die Haut hin, und lässt die Veränderungen im scheinbaren Abstand, sowie den Punct der Verschmelzung beider Empfindungslinien angeben. — 3. Man berührt bei geschlossenen Augen einen Hautpunct und lässt den scheinbaren Ort der Berührung genau angeben. —

Die absolute Empfindlichkeit einer Hautstelle bestimmt man folgendermaassen: 1. Man belastet eine Hautstelle mit zwei ver-

schiedenen Gewichten schnell hintereinander und ermittelt den kleinsten Gewichtsunterschied, der noch wahrnehmbar ist. Die Belastung geschieht entweder durch frei aufgelegte Gewichte (WEBER), oder beschwerte Plättchen (AUBERT und KAMMLER), oder durch eine an einem Wagebalken hängende stumpfe Spitze, deren Gewicht durch Belastung des anderen in verschiedenem Grade äquilibrirt wird (DOHRN). Auch hier zeigt sich das Gefühl feiner beim Aufsteigen, als beim Absteigen mit dem Gewichtsunterschied, ebenso bei kleinerem absoluten Druck feiner als bei grösserem. 2. Man ermittelt die kleinste Druckschwankung, welche eine Hautstelle wahrzunehmen vermag (GOLTZ); hierzu dient ein mit Wasser gefülltes Kautschukrohr, welches an einer zur Herstellung einer constanten Berührungsfläche über einen Kork gebogenen Stelle mit der zu prüfenden Hautstelle berührt wird, und in welchem durch rhythmisches Pressen Wellen, analog dem Arterienpuls, erzeugt werden. Nach dieser Methode ergiebt sich dieselbe Scala der Empfindlichkeit, wie bei dem WEBER'schen Zirkelversuch; nur die Zungenspitze macht eine bemerkenswerthe Ausnahme, da ihre Druckempfindlichkeit auf einer viel niedrigeren Stufe steht, als in jener Scala ihr Ortssinn. — 3. Man ermittelt den leisesten Reiz der überhaupt noch empfunden wird (ungenau); in dieser Beziehung ist ermittelt worden, dass eine eben noch merkliche Berührung nicht mehr empfunden wird, wenn schwache unfühlbare Inductionsströme die Hautstelle durchlaufen (SUSLOWA).

Von den zuletzt genannten drei Methoden ist die zweite deshalb allein maassgebend, weil wir überhaupt fast nur Druckschwankungen empfinden, und diese hier in viel schnellerer und präciserer Weise erfolgen, als bei der ersten. Zu bemerken ist übrigens, dass bei diesem Verfahren die räumliche Empfindung nicht ganz ausgeschlossen ist, weil mit der positiven Druckschwankung wahrscheinlich auch eine geringe Vergrösserung der Berührungsfläche verbunden ist, da Schlauch und Hautstelle sich gegenseitig etwas abplatten. Das Verfahren ist hergeleitet von der Erfahrung, dass man mit dem Finger an vielen Körperstellen den Arterienpuls fühlt, ohne dass die berührte Hautstelle, auf welche doch dieselbe Druckschwankung wirkt, dieselbe wahrnimmt. Schon Vergleichungen dieser Art können zur Aufstellung einer Scala benutzt werden (GOLTZ).

Endlich giebt es noch Methoden, die Empfindlichkeit der Hautstellen nach beiden Richtungen gleichzeitig zu prüfen, indem man die Vollkommenheit des Schlusses auf die Gestalt oder den Weg berührender Körper ermittelt: 1. Man berührt die Haut mit bestimmt gestalteten Körpern, 2. man zeichnet mit einer Spitze verschiedene Figuren (Buchstaben) auf die Haut, und lässt im er-

sten Falle die scheinbare Gestalt des Körpers, im zweiten die der Zeichnung angeben.

Zur Erklärung der oben angeführten Erfahrungen über die räumliche Sonderung von Tasteindrücken muss man folgende Annahmen machen (Lotze, E. H. Weber, Meissner, Czermak): Das Bewusstsein hat fortwährend eine Vorstellung von dem Erregungszustande sämmtlicher Hautpuncte in ihrer gegebenen räumlichen Anordnung (es fühlt ein „Tastfeld", wie bereits oben ausgedrückt). Jede Erregung eines sensiblen Endorgans wird an eine bestimmte Stelle des Tastfeldes, der Körperoberfläche, verlegt. Diese Stelle ist aber nicht der erregte Punct, sondern eine kreisförmige oder (an den Extremitäten, p. 324) längliche Fläche, deren Mittelpunct der erregte Punct ist, der sog. Empfindungskreis (über die Deutung s. unten). Zwei sich berührende oder theilweise deckende Empfindungskreise können aber in der Vorstellung nicht räumlich gesondert werden; die Sonderung geschieht erst, wenn zwischen beiden ein unerregtes sensibles Element vorhanden ist, und die scheinbare Entfernung der beiden Erregungen ist um so grösser, je mehr unerregte Elemente zwischen beiden Empfindungskreisen übrig bleiben. Hieraus ergiebt sich, dass zwei benachbarte Eindrücke auf der Haut erst dann gesondert wahrgenommen werden können, wenn ihr Abstand grösser ist, als zwei halbe, also ein ganzer Durchmesser eines Empfindungskreises; die p. 324 angegebenen Zahlen sind also die Durchmesser der Empfindungskreise an den betr. Hautstellen. Ferner ergiebt sich, dass zwei distincte Eindrücke sich vermischen, bei Erregung der zwischenliegenden empfindenden Elemente (vgl. die Beobachtung p. 324, ad 1. extr.).

Es ist nun noch zu erklären, wie es kommt, dass die Empfindungskreise an verschiedenen Körperstellen verschiedene Grösse haben. Offenbar ist ein Empfindungskreis nicht eine anatomische Grösse, etwa der Verbreitungsbezirk einer Nervenfaser; denn einmal ist er veränderlich durch Aufmerksamkeit, Uebung und andere Einflüsse (p. 324), zweitens müsste ein Zirkelabstand, der geringer ist als der Durchmesser eines Empfindungskreises, bald mit beiden Füssen in Einen, bald in zwei benachbarte (fest gedachte) Empfindungskreise fallen können; — vielmehr ist ein Empfindungskreis um jeden einzelnen Hautpunct anzunehmen. Ferner ist zur Erklärung hinzuzuziehen, dass die Empfindungskreise um so kleiner sind, je dichter gedrängt die sensiblen Organe stehen (vgl. p. 321 und 324). Hieraus folgt, dass die Annahme nicht ausreicht, der

Empfindungskreis entstehe durch mechanische Einwirkung des Reizes auf eine Hautfläche statt auf einen blossen Punct („Zerstreuungskreis"); denn dann müsste offenbar die Grösse der Kreise unabhängig von der relativen Anzahl der Endorgane, und im Allgemeinen überall dieselbe sein. Man muss vielmehr annehmen, die Uebertragung der Erregung von Einer auf benachbarte sensible Fasern sei ein centraler Vorgang (Mitempfindung, Irradiation), erstrecke sich immer, und von jedem Punct nach allen Richtungen, auf eine gleiche Anzahl sensibler Fasern (der Abstand der Zirkelspitzen umfasst im Mittel etwa 12 Tastkörperchen, KRAUSE), welche indess durch Uebung, Aufmerksamkeit, Schärfe der Erregung, u. s. w. zu immer vollkommnerer Isolirung verkleinert werden könne. Diese Anschauung scheint am meisten den Erscheinungen zu entsprechen.

Temperaturempfindungen.

Temperaturempfindungen entstehen auf Erregung sensibler Nervenendorgane (vgl. p. 321) durch Temperaturschwankungen innerhalb der Grenzen von etwa + 10 bis + 47° C., namentlich bei Erwärmung oder Abkühlung der Haut durch berührende Gegenstände; die Empfindung durch positive Schwankung nennt man Wärme-, die durch negative Kältegefühl; erstreckt sich die Temperaturschwankung auf eine grosse Fläche oder auf die ganze Körperoberfläche, so geht das Kältegefühl in „Frostgefühl", das Wärmegefühl in „Hitzegefühl" über. Beide sind mit den p. 176 f. erwähnten Erscheinungen verbunden. (Der „Fieberfrost" entsteht durch plötzliche Abkühlung der Haut in Folge des [durch Krampf der Hautarterien] verminderten Blutzuflusses, die „Fieberhitze" durch den umgekehrten Vorgang; bei beiden ist übrigens die mittlere Körpertemperatur über die Norm erhöht.) In Bezug auf die Empfindlichkeit gegen Temperaturschwankungen (gemessen durch die kleinste noch wahrnehmbare) gruppiren sich die Körpergegenden, mit Hinweglassung der sehr regellosen Extremitäten, folgendermaassen (E. H. WEBER): Zungenspitze, Augenlider, Wangen, Lippen, Hals, Rumpf. Die der Mittellinie näheren Theile empfinden feiner. Je schneller die Temperaturschwankung geschieht, ferner je grösser die betroffenen Hautflächen sind, und je näher sie aneinander liegen, um so intensiver wird die Schwankung empfunden. Die absolute Höhe der Temperatur (welche nicht empfunden wird) ist für die Empfindung von Schwankungen gleich-

gültig. Höhere und niedrigere Temperaturen als die oben genannten Grenzen, wirken schmerzerregend (p. 321); Schwankungen werden hier nicht mehr specifisch empfunden.

Die Durchführung des Princips der specifischen Energieen (vgl. p. 249, 275, 309) würde auch hier das Dasein verschiedener Fasern, End- und Centralorgane für die Tast- und für die Temperaturempfindungen voraussetzen; eine in diesem Sinne, analog dem Seh- und Hörorgan durchgeführte Hypothese existirt jedoch noch nicht. Hier ist zu erwähnen, dass die Abstände bei dem p. 324 erörterten Zirkelversuch kleiner ausfallen, wenn die Temperatur beider Spitzen verschieden ist (Czermak), und dass bei den p. 325 angeführten Versuchen ein kälteres Gewicht schwerer geschätzt wird, so dass der scheinbare Druckunterschied grösser ist, wenn das schwerere Gewicht zugleich kälter ist, kleiner wenn das leichtere kälter ist, und ein Druckunterschied bei gleichen Gewichten angegeben wird, wenn sie ungleiche Temperatur haben (Weber).

Andere specifische Empfindungen.

Die sensiblen Nerven gewisser Haut- und Schleimhautpartieen der Geschlechtsorgane erzeugen auf gewisse Erregungen (4. Abschn.) eigenthümliche von den Tast- und Temperaturempfindungen verschiedene Empfindungen, die man als „Wollust“ bezeichnet.

Von den specifischen Empfindungen durch Nervenfasern, welche nicht in der Haut endigen, ist noch sehr wenig bekannt. Einige dieser Empfindungen, Hunger und Durst, sind bereits früher erwähnt (p. 146 f). Besonders zu besprechen ist noch das

Muskelgefühl (Weber). Die Anwesenheit sensibler Fasern in den Muskeln ist, wenn auch nicht sicher anatomisch, so doch physiologisch festgestellt durch die unter Umständen auftretenden Muskelschmerzen, ferner durch das unzweifelhaft vorhandne Gefühl der Ermüdung. Es frägt sich aber, ob diese oder andre Nervenfasern uns über den Thätigkeitszustand der Muskeln Aufschluss geben. Dass viele Erscheinungen, z. B. die Coordination complicirter Muskelbewegungen, auf einer Vermittlung durch centripetal leitende Fasern beruhen, geht daraus hervor, dass solche Bewegungen höchst mangelhaft werden, wenn die hinteren Wurzeln der Rückenmarksnerven (p. 254) durchschnitten sind (Bernard), oder wenn die centripetal leitenden Rückenmarkstheile (s. Cap. XIII.) verletzt oder entartet sind (z. B. bei der grauen Degeneration der Hinterstränge — Tabes dorsalis, Ataxie locomotrice). Dass diese Mangelhaftigkeit nur von Unempfindlichkeit der Haut herzuleiten sei, ist unwahrscheinlich, weil blosse Enthäutung die Bewegungen nicht oder wenig beeinträchtigt (Bernard). Es scheint daher das Bewusstsein von dem Zustande der Muskeln selbst unterrichtet zu

sein. Dies ist auf folgende Arten denkbar: 1) sensible Nerven der Muskeln unterrichten über Veränderungen der Spannung, des Drucks, möglicherweise auch des Contractionszustandes; 2) das Bewusstsein beurtheilt den willkürlichen Impuls, der den motorischen Nerven ertheilt ist, und den dazu nothwendig gehörigen Erfolg; 3) durch die sensiblen Nerven der umgebenden Theile (Knochen, Haut, Bindegewebe, etc.) wird das Bewusstsein von den Erfolgen der Muskelthätigkeit unterrichtet. Ob alle diese Beziehungen oder einzelne derselben verwirklicht sind, weiss man nicht. — Die mannigfachen Anwendungen eines solchen Muskelgefühls ergeben sich theils aus dem hier Gesagten (coordinirte Bewegungen, Erhaltung des Gleichgewichts beim Stehen, u. s. w.), theils sind sie schon früher erwähnt (Schätzung gehobener Gewichte, Beurtheilung der Gestalt der Körperoberfläche und Rückschlüsse auf die Gestalt berührender Gegenstände, s. p. 323).

DREIZEHNTES CAPITEL.

Die centralen Endorgane der Nerven.

(Nervöse Centralorgane.)

A. ALLGEMEINES.

Die centralen Endapparate der Nervenfasern sind in gewissen Organen enthalten, welche man „nervöse Centralorgane" nennt. Dieselben enthalten ausser den centralen Endapparaten der Nervenfasern auch zahlreiche Fasern selbst. Ihre Function ist also schon desshalb sehr complicirt, weil sie zugleich als Leitungsorgane wirken können. Eine Physiologie der centralen Nervenendapparate lässt sich bei dem heutigen Standpuncte der Wissenschaft nicht geben, namentlich weil sie nirgends getrennt von beigemischten Nervenfasern untersucht werden können. Es können daher nur die Ermittelungen über die Function jener gemischten Organe, — Hirn, Rückenmark, Ganglien, — als Material für eine künftige Physiologie der nicht isolirbaren Nervenendorgane aufgeführt werden.

Maassgebende Eigenschaften, welche dazu berechtigen, ein Organ als nervöses Centralorgan zu bezeichnen, sind nach dem in der Einleitung Gesagten folgende: 1. Die Auslösung des thätigen Zustandes einer („centrifugalen") Nervenfaser ohne Betheiligung eines äusseren Einflusses — Automatie. 2. die Auslösung des thätigen Zustandes einer („centrifugalen") Nervenfaser, veranlasst durch eine andere („centripetale") — Reflex. 3. die als Vorstellungen oder Seelenthätigkeiten zusammengefassten Erschei-

nungen, welche mit der Erregung gewisser Centralorgane verbunden sind (p. 7).

Alle Körperorgane, an welchen man solche Eigenschaften nachweisen kann, enthalten als integrirende Bestandtheile Ganglienzellen, welche mit Nervenfasern in unmittelbarer Verbindung stehen, und da man ausser den früher als peripherische Endorgane aufgeführten keine anderen Formelemente in sicher continuirlichem Zusammenhange mit Nervenfasern findet, so werden allgemein die Ganglienzellen als die centralen Endorgane der Nervenfasern bezeichnet. Zweifelhaft aber ist es: 1. ob alle Ganglienzellen als Centralorgane zu betrachten, 2. ob nicht ausser den Ganglienzellen noch andere centrale Endorgane vorhanden sind.

Gegen die erste Annahme spricht scheinbar bereits der allgemein gebräuchliche Ausdruck „peripherische Ganglienzellen". In vielen Organen nämlich, deren Functionen durchaus nicht die nervöser Centralorgane sind, findet man die Nervenfasern mit Ganglienzellen oder sehr ähnlichen zelligen Apparaten versehen (so in den höheren Sinnesorganen). Lässt man indess die Function, die Erregung von einer Nervenfaser auf eine andere zu übertragen, allgemein als eine centrale gelten, so steht Nichts im Wege, auch die „peripherischen Ganglienzellen", deren wirkliche Bedeutung noch völlig unbekannt ist, als Centralorgane zu betrachten. Man muss dann jede durch eine Ganglienzelle unterbrochene Faser als ein System von zweien ansehen; die eine hat ein peripherisches Endorgan, die andre verbindet zwei Centralorgane, wie die zahlreichen intercentralen Fasern (p. 249) des Hirns, des Rückenmarks und des Sympathicus. — Was die zweite Frage nach der Ausschliesslichkeit der Ganglienzellen als Centralorgane betrifft, so sind bis jetzt noch folgenden Bestandtheilen der Centralorgane, die in continuirlichem Zusammenhang mit Nervenfasern und Ganglienzellen stehen sollen, centrale Eigenschaften zugesprochen worden: 1. In gewissen Hirntheilen sollen (Henle, R. Wagner) die Ganglienzellen continuirlich in eine nicht differenzirte graue Masse übergehen, welche als zusammengeflossene Gangliensubstanz zu deuten wäre; diese Masse wird jedoch von Anderen als Bindesubstanz (Neuroglia) mit einem Netz feiner Nervenfasern gedeutet. 2. In gewissen Hirntheilen finden sich Ausläufer von Ganglienzellen, die in runde Körner, ähnlich den Körnern der Retina, übergehen (Gerlach, Berlin); dieselben werden von Einigen als kleine (bipolare) Zellen betrachtet, welche ein grosser Kern ganz ausfüllt.

Eigenschaften der Ganglienzellen.

Ueber die Eigenschaften der Ganglienzellen ist so gut wie Nichts bekannt. Ihre chemische Zusammensetzung ist vermuthlich nicht wesentlich von der der Nervenfasern verschieden; denn man findet in den ganglienhaltigen Organen (Hirn, etc.) ziemlich dieselben Bestandtheile, wie in den Nerven, soweit sich nach der höchst unvollkommenen Kenntniss dieser Bestandtheile (p. 235)

urtheilen lässt. Dass Oxydationsprocesse auch in diesen, wie in allen übrigen Organen vor sich gehen, ist zwar höchst wahrscheinlich, aber vorläufig durch Nichts bewiesen, als vielleicht dadurch dass das Venenblut des Gehirns, des Rückenmarks, etc. ebensogut arm an Sauerstoff und reich an Kohlensäure (dunkelgefärbt) ist, wie das andrer Körpertheile; ebensowenig lässt sich bis jetzt absehen, ob und in wiefern die Oxydationsprocesse mit der Thätigkeit der Ganglienzellen zusammenhängen und welches die Oxydationsproducte sind.

Noch weniger bekannt ist der Kraftwechsel der Ganglienzellen. Die in der Ganglienzelle frei werdenden Kräfte gehören, soweit man von ihnen weiss, nicht zu den durch äussere Mittel erkennbaren. Weder Wärmebildung noch Electricitätserregung ist bis jetzt in ihnen nachgewiesen*). Man muss hier im Allgemeinen ähnliche Molecularbewegungen vermuthen, wie sie in den Nervenfasern hypothetisch angenommen sind (p. 246), und in continuirlichem Zusammenhange mit den letzteren stehend. Denkt man sich den thätigen Zustand einer Nervenfaser als eine Kette von Auslösungen, so würde das Freiwerden der Kräfte in der Ganglienzelle als Ausgangspunct oder als Endpunct jener Auslösungen zu betrachten sein. Es entsteht nun die Frage: welches ist im ersten Falle die auslösende Kraft für die Spannkräfte der Ganglienzelle, und was wird im zweiten aus den in der Ganglienzelle freigewordenen Kräften?

Am einfachsten wie es scheint gestaltet sich die Antwort auf diese Fragen in dem Falle, wo die Zelle nur den Vermittler zwischen zwei Nervenfasern spielt, d. h. beim Reflexe (im weitesten Sinne). Hier werden die Spannkräfte der Ganglienzelle ausgelöst durch die freigewordenen Kräfte der einen erregten Faser, und machen selbst wiederum die Spannkräfte der andern frei. In diesem Falle ist also nur eine einzige Auslösungskette anzunehmen; ihr Ausgangspunct (die erste auslösende Kraft) ist ein Einfluss der Aussenwelt, der auf ein peripherisches Nervenendorgan (Sinnesorgan) einwirkt, ihr Endpunct die Auslösung der Spannkräfte eines Arbeitsorgans (Muskel, Drüse, Parenchym). Die Ganglienzelle würde hier keine wesentlich andere Rolle spielen als irgend ein Stück der einfach leitenden Nervenfaser.

---

*) Zwar ist auch im Rückenmark das Dasein electrischer Ströme constatirt (du Bois-Reymond); dieselben verhalten sich aber ganz, als wenn das Mark ein Nervenstrang wäre, so dass die Annahme naheliegt, dass sie den Längsnervenfasern des Markes zuzuschreiben seien.

Viel unverständlicher bereits ist der Vorgang bei den Erregungen, welche als *automatische* bezeichnet werden. Man fasst unter diesem Namen alle von einer Ganglienzelle ausgehenden Erregungen zusammen, bei denen die auslösende Kraft in der Ganglienzelle unbekannt ist. Hier sind zwei Möglichkeiten zu berücksichtigen. Entweder geschieht das Freiwerden der Spannkräfte in der Zelle ohne auslösende Kraft; in diesem Falle muss man ein continuirliches Freiwerden von Kräften annehmen.*) Die dadurch bewirkte Erregung der Nervenfaser braucht indess desshalb nicht continuirlich zu sein; denkt man sich nämlich, dass die freigewordenen Kräfte einen gewissen Widerstand zu überwinden haben, ehe sie auslösend auf die Nervenfaser wirken können, so ist die Folge, dass sie sich jedesmal vorher bis zu einer gewissen Spannung aufspeichern müssen, ähnlich wie ein continuirlich durch eine Röhre unter Wasser geleitetes Gas in diesem nicht continuirlich, sondern intermittirend in Blasen von einer gewissen Grösse aufsteigt, indem es sich in der Röhre jedesmal bis zu einem Drucke ansammelt, welcher hinreicht, den Widerstand der Cohäsion des Wassers zu überwinden. Hierdurch wird also eine *rhythmische* Erregung zu Stande kommen. In der That sind alle bis jetzt nachgewiesenen automatischen Erregungen entweder continuirlich („tonisch") oder rhythmisch, wobei man aber sich erinnern muss, dass vermuthlich auch alle tonischen Erregungen in Wahrheit als rhythmische (tetanische, p. 197) aufzufassen sind. Jede Kraft, welche den hypothetischen Widerstand vergrössern oder verkleinern kann, würde die Frequenz des Rhythmus und die Stärke der jedesmaligen Erregung in ähnlicher Weise beeinflussen, wie im obigen Beispiel Vermehrung der Cohäsion des Wassers (durch Gummi, etc.) die Blasen seltener aber grösser, Verminderung der Cohäsion (Aether statt des Wassers) die Blasen häufiger und kleiner macht. Wird der Widerstand unüberwindlich gross gemacht, so wird jede Erregung lange Zeit ausbleiben, wird er sehr erniedrigt, so wird eine tonische (tetanische) Erregung eintreten. Ein solcher Einfluss scheint nun wirklich bei gewissen rhythmisch-automatisch wirkenden Ganglienzellen zu existiren, ausgeübt durch die sog. „*regulatorischen*" Nerven, von

*) Man kann sich einen solchen Vorgang entweder so vorstellen, dass die spannkraftführenden Stoffe durch äussere Vorgänge (z. B. durch die Blutzufuhr) beständig gerade in dem Maasse mit einander in Berührung gebracht werden, in welchem sie sich verbinden, — oder so, dass die in jedem Moment freiwerdenden Kräfte selbst zum Theil auf die im Vorrath aufgespeicherten Spannkräfte für den nächsten Moment auslösend wirken, etwa wie beim glimmenden Zunder die gebildete Wärme zugleich dazu dient, die Verbrennung zu unterhalten.

denen die „Hemmungsnerven" eine Abtheilung bilden. Gewisse Erscheinungen, namentlich die p. 53 und 73 erörterten Einwirkungen des Vagus auf das Herz und andrer Fasern desselben auf die Medulla oblongata, lassen sich nur äusserst gezwungen durch andere Annahmen erklären. Bestätigt sich das Ergebniss, dass die Einflüsse jener Fasern auf die Centralorgane nur in einer Modification der zeitlichen Vertheilung ihrer Thätigkeit bestehe, dass also die jedesmalige Entladung der Frequenz umgekehrt proportional anzusehen sei (vgl. p. 73), so bleibt nur die Deutung übrig, dass jener hypothetische Widerstand durch die Thätigkeit gewisser Fasern erhöht (Hemmungsfasern), durch andere herabgesetzt wird (beschleunigende Fasern). — Die zweite Möglichkeit, durch welche man der Annahme unbekannter auslösender Kräfte bei den automatischen Erregungen entgehen kann, wäre die, dass die Automatie nur scheinbar ist, und in Wahrheit ein Reflexvorgang zu Grunde liegt; vielleicht lassen sich viele, namentlich tonische, automatische Erregungen auf diese Weise erklären, wie es bei einer derselben (s. unten die Lehre vom Muskeltonus) bereits versucht worden ist.

Jedem Verständniss entzogen sind aber die Erregungsvorgänge der Ganglienzellen, bei welchen anscheinend der Ausgangspunct oder der Endpunct einer Auslösungskette eine Vorstellung ist (Wille, Empfindung), und ebenso die Vorstellungen, welche scheinbar in keinem directen Zusammenhange mit Erregungen der Leitungsorgane stehen (Denkprocesse). Ob es wirklich Vorstellungen giebt, die in gar keinem Zusammenhange mit Nervenerregungen, also mit Empfindung oder Willen stehen, ist durchaus zweifelhaft. Nicht unwahrscheinlich ist die freilich unerweisbare, aber bereits von andrer Seite modificirt ausgesprochene Annahme, dass alle Vorstellungen ununterbrochene Reihen („Gedankenketten") bilden, deren Ausgangspunct stets an eine anlangende Nervenerregung anknüpft (Empfindung), deren Endpunct stets wiederum eine mit einer Nervenerregung verbundene Vorstellung (Wille) ist. Sehr verlockend scheint nun die Annahme, dass ebenso zwischen den beiden Auslösungsprocessen der anlangenden und der schliesslich abgehenden Erregung eine ununterbrochene Kette von Auslösungsprocessen im Centralorgan vorhanden ist, welche mit der Kette der Vorstellungen parallel und auf unbekannte Weise mit dieser verknüpft ist. Mit dieser Hypothese wäre die Schwierigkeit beseitigt, Anfang oder Ende eines nicht rhythmischen und

nicht continuirlichen Auslösungsprocesses im Centralorgan zu suchen; denn es würden sich hiernach die materiellen Vorgänge im Centralorgan bei Betheiligung der Seele, von den blossen Reflexvorgängen (s. oben) nur durch grössere zeitliche und räumliche Ausdehnung (auf zahlreiche Centralorgane, deren Erregung mit Vorstellungen verbunden ist, — Seelenorgane) unterscheiden, und consequenterweise wäre der Ursprung jeder nicht automatischen Nervenerregung unmittelbar oder mittelbar in der Erregung eines peripherischen Nervenendorgans zu suchen.

Die mannigfachen philosophischen Anschauungen über den Zusammenhang der Seelenfunctionen mit den materiellen Vorgängen, oder wie es hier dargestellt ist, mit den freiwerdenden Kräften des Centralorgans, zu erwähnen, ist hier nicht der Ort. Es muss hervorgehoben werden, dass die soeben angedeutete Hypothese mit diesen Fragen Nichts zu thun hat, sondern dass sie nur aus dem Bedürfniss hervorgegangen ist, zwischen dem unbekannten Ende einer Auslösungskette und dem unbekannten Anfang einer anderen die einfachstmögliche hypothetische Vermittlung zu suchen, welche ausserdem (in den Reflexvorgängen) eine gewisse Analogie hat.

Die Eigenschaften, welche man nach dem Erörterten theils einzelnen, theils allen Ganglienzellen hypothetisch vindiciren kann, sind also folgende: 1. continuirliches Freiwerden von Kräften, welche auslösend auf die Spannkräfte der abgehenden Nervenfasern wirken, entweder ohne Weiteres (wahre tonische Automatie, die indess nicht nachgewiesen ist), oder nach Ueberwindung eines gewissen hypothetischen Widerstandes (rhythmische und tetanische [scheinbar tonische] Automatie), dessen Grösse wiederum von dem Erregungszustande gewisser eintretender Nervenfasern („regulatorische“) abhängt; 2. Leitungsvermögen von einer eintretenden Nervenfaser auf eine andere; die Leitung geschieht von einer centripetalen Faser durch eine oder viele Ganglienzellen schliesslich zu einer centrifugalen; ist die Veränderung der Ganglienzellen während der Leitung nicht mit Vorstellungen verbunden, so heisst der Vorgang Reflex; ist er dagegen mit Vorstellungen verbunden, so zerfallen diese in Empfindung (Vorstellung bei Erregung des Centralorgans durch die centripetale Faser), Gedankenbildung (Vorstellungen während der Leitung), Wille (Vorstellung bei Erregung der centrifugalen Faser).

Da die Erregung einer einzelnen centripetalen Faser schliesslich zur Erregung sehr verschiedener, vielleicht aller centrifugalen Fasern führen kann, so ist das anatomisch nachgewiesene Vorhandensein multipolarer Ganglienzellen auch eine physiologische

Nothwendigkeit. Es fragt sich nun, welche Umstände den Weg der Leitung von der Ganglienzelle aus bestimmen. Die bestimmenden Umstände sind in den Fällen, wo die Erregung der Ganglienzellen mit Vorstellungen verbunden ist, völlig unbegreiflich; denn anscheinend kann dieselbe Empfindung schliesslich zu unendlich verschiedenen willkürlichen Bewegungen führen („freier Wille"). Jedoch ist die Anzahl der zusammenwirkenden Empfindungen stets so unendlich gross, dass es noch nicht feststehen kann, ob nicht genau dieselbe Combination in demselben Organismus jedesmal denselben Ausgang haben würde. — Sonst sind folgende allgemein leitungsbestimmende Einflüsse bekannt: Gewisse durch das Blut auf das Nervensystem einwirkende Substanzen begünstigen eine schnelle Leitung von der zunächst durch die centripetale Faser erregten Zelle auf solche, die mit centrifugalen in Verbindung stehen, und beeinträchtigen wie es scheint die Leitung durch solche Zellen, deren Erregung mit Vorstellungen verknüpft ist; solche Substanzen sind: Strychnin, bei niederen Thieren auch Opium. Dasselbe thun gewisse pathologische Veränderungen des Nervensystems (Tetanus rheumaticus, traumaticus). Aehnlich endlich soll die Abtrennung der Seelenorgane wirken (z. B. Abtrennung des Gehirns vom Rückenmark). Alle diese Einflüsse sind also reflexbefördernd. Specielleres über die Gesetze der Reflexbewegungen s. unten.

Ob die Ganglienzellen durch die allgemeinen Nervenreize (p. 239f.) erregt werden können, ist nicht bekannt. Dagegen scheint zu sprechen, dass die ganglienartige Substanz des Rückenmarks durch jene Reize nicht erregbar sein soll (Schiff, van Deen). Unbegreiflich aber bleibt bei diesen Versuchen das Verhalten der durch den Reiz mit getroffenen verbindenden Nervenfasern.

Ueber die Zeit, welche die Leitung durch die Ganglienzellen erfordert, weiss man Nichts. Die Zeit, welche die Erregung braucht, um bei Reflexvorgängen von dem Eintritt der centripetalen bis zum Austritt der centrifugalen Faser im Centralorgan zu gelangen, lässt sich zwar bestimmen (man bestimmt das Intervall zwischen der Reizung des peripherischen Endorgans und der Contraction des Muskels und subtrahirt hiervon die [nach p. 246 bekannten] Zeiten, welche die Leitung durch die beiden Nerven erfordert, Helmholtz); aber diese Bestimmung gestattet keinen weiteren Schluss, da man die Länge des Weges im Centralorgan nicht kennt und ausserdem nicht weiss, wieviel von ihm auf Zellen und wieviel auf Fasern kommt.

B. SPECIELLES.

Es folgt jetzt hier dasjenige, was über die centralen und Leitungsfunctionen der einzelnen Centralorgane (Hirn, Rückenmark,

sympathische Ganglien) bisher ermittelt ist, wozu ausdrücklich bemerkt werden muss, dass hier nur die wirklich mit annähernder Sicherheit ermittelten Ergebnisse in diesem dunkelsten Gebiete der Physiologie berücksichtigt werden sollen.

I. Automatie.

Von automatisch wirkenden Centralorganen (im Sinne des p. 333 Gesagten) sind bis jetzt folgende ermittelt:

A. Ganglienzellen und Knoten des Sympathicus.

Der absolute Beweis dafür, dass einige oder alle sympathische Ganglienzellen automatisch wirken, liegt darin, dass nach Zerstörung des Hirns und Rückenmarks (bei Fröschen) der grösste Theil der unwillkürlichen Bewegungen und Secretionen, und in Folge dessen Circulation, Verdauung u. s. w. noch längere Zeit fortbestehen (Bidder). Die automatische Function eines einzelnen sympathischen Ganglions lässt sich jedoch nur dadurch feststellen, dass man dasselbe sammt den von ihm beherrschten (musculösen) Theilen von allen übrigen Centralorganen isolirt, und den Erfolg beobachtet. Solche Erfahrungen sind aber noch sehr spärlich. Durchschneidung zwischen Ganglion und Muskel, oder Reizung des Ganglions können nur darüber belehren, ob das Ganglion bei der Zuleitung der Erregung betheiligt ist, nicht ob sie von ihm ausgeht. Sicher nachgewiesen sind folgende automatische Centra im Sympathicus:

1. Ein Theil der Ganglienzellen der Herzwand bewirkt automatisch rhythmische Herzcontractionen (p. 52f.).

2. Ein andrer Theil dieser Ganglienzellen wirkt hemmend (p. 333f.) auf die ad 1. genannten (p. 52). — Diese beiden Erfahrungen sind an ausgeschnittenen Herzen und Herzstücken gewonnen, also als feststehend anzusehen.

Alle anderen Angaben, welche theils nach Durchschneidungs- und Reizungsversuchen (s. oben), theils bloss nach Analogie mit den Herzganglien gemacht sind, sind vor der Hand unsicher, wenn auch nach dem oben angeführten (Bidder'schen) Versuch wahrscheinlich. Automatische Wirkungen auf die Eingeweide der Brust- und Bauchhöhle werden nicht bloss den in der Wand jener liegenden zerstreuten Zellen (Magen, Darm, p. 120) sondern auch den in den Höhlen liegenden gangliösen Plexus zugeschrieben; nämlich motorische, vasomotorische und secretorische. (Vgl. den Anhang zu diesem Capitel.) Als Beweis für die Automatie der die Darm-

bewegung beherrschenden Ganglienzellen könnte noch die regulatorische Wirkung des Splanchnicus (p. 120) angeführt werden.

B. Rückenmark.

Im Rückenmark, welches zahlreiche reflectorische und selbst vielleicht psychische Centralorgane enthält (s. unten), ist noch kein einziges automatisches mit voller Sicherheit nachgewiesen, manche aber mit Wahrscheinlichkeit.

Längere Zeit hindurch schrieb man dem Rückenmark die tonisch-automatische Erregung einer vermeintlich beständig vorhandenen unwillkürlichen schwachen Contraction sämmtlicher willkürlichen (animalischen) Körpermuskeln zu, des sog. Muskeltonus. Diese Annahme stützte sich auf folgende Beobachtungen: a. Muskeln, welche zwischen ihren natürlichen Ansatzpuncten durchschnitten werden, schnellen zurück, so dass der Schnitt klafft; — diese Erscheinung erklärt sich aber leicht aus der p. 181 f. erwähnten Ausspannung der ruhenden Muskeln über ihre natürliche Länge. b. Bei einseitigen Facialislähmungen (auch das Gehirn sollte an der Erregung des Muskeltonus Theil haben) entsteht eine Verzerrung des Gesichts nach der gesunden Seite hin, angeblich durch Erschlaffung der bis dahin verkürzt gewesenen Muskeln nach der Lähmung; diese Erscheinung erklärt sich dadurch, dass die blosse Elasticität der Muskeln einer Seite nicht ausreicht, um die Muskeln der anderen, wenn sie (z. B. durch Lachen) contrahirt gewesen sind, wieder zur ursprünglichen Länge zu dehnen (vgl. p. 195), so dass zur Erhaltung der normalen Stellung parallele Thätigkeit beider Seiten Bedingung ist. Dass nun in der That kein Muskeltonus in dem angegebenen Sinne existirt geht daraus hervor, dass belastete, mit dem Rückenmark noch zusammenhängende willkürliche Muskeln sich auf Durchschneidung ihrer Nerven nicht im Geringsten verlängern (Auerbach, Heidenhain).

Neuerdings ist wiederum das Dasein einer tonischen Contraction aller willkürlichen Körpermuskeln behauptet worden, jedoch mit der Modification, dass dieser Tonus nicht automatisch, sondern reflectorisch hervorgebracht werde (Brondgeest). Hängt man nämlich einen (enthirnten) Frosch am Kopfe auf, so sind beide Beine leicht in allen Gelenken gebeugt; durchschneidet man nun den Plexus ischiadicus einer Seite, so sinkt das entsprechende Bein schlaff herab; dasselbe geschieht aber auch, wenn man statt des ganzen Plexus oder nur der vorderen Wurzeln, bloss die hinteren Wurzeln durchschneidet. Hieraus könnte man allerdings schliessen (Brondgeest), dass die sensiblen Wurzeln dem Rückenmark eine von irgendwo, z. B. von der Haut (Cohnstein), herrührende continuirliche Erregung zuleiten, welche dort reflectorisch die motorischen Fasern der

vorderen Wurzeln erregt. Da jedoch nur die Beugemuskeln an dieser Contraction theilnehmen (L. HERMANN), so ist die Erscheinung die längst bekannte (von der unten bei den sensorischen Functionen die Rede sein wird), dass enthirnte Frösche die Schenkel anziehen, ebenso aber wie unverletzte, (p. 254), nur so lange die hinteren Wurzeln erhalten sind. Da nun das einmal angezogene Bein höchstwahrscheinlich erschlafft (beim Hängen treten andre Verhältnisse ein), so ist die Contraction jedenfalls weder continuirlich, noch allen Muskeln gemeinsam, noch automatisch.

Viel grössere Wahrscheinlichkeit hat ein automatischer Tonus der unwillkürlichen Muskeln. Nachgewiesen ist: a. eine tonische Contraction der glatten Arterienmuskeln (p. 64); Beweis: Erweiterung der Arterien auf Durchschneidung der vasomotorischen Nerven; — b. eine tonische Contraction des Sphincter und des Dilatator pupillae (p. 267); — Beweis: Erweiterung der Pupille bei Durchschneidung des Oculomotorius, Verengerung bei der des Sympathicus; — c. Tonus der glatten Retractionsmuskeln der Augenlider (p. 296); — Beweis: Verengerung der Lidspalte bei Durchschneidung des Sympathicus; — d. eine tonische Contraction des Sphincter ani; — Beweis: Verminderung des Drucks, den eine Flüssigkeit im Rectum erreichen kann ohne den Sphincter zu öffnen, nach Durchschneidung der Nerven (GIANUZZI und NAWROCKI); — e. behauptet wird ein Tonus des Sphincter vesicae, mit ähnlichem Beweise, von andern jedoch sammt dem Dasein des Sphincter bestritten (hierüber s. p. 108). — Die Centralorgane aller dieser tonischen Automatien, mit Ausnahme der des Oculomotorius (s. oben), werden mit grosser Wahrscheinlichkeit, aber ohne genügende Beweise in das Rückenmark verlegt. Am allgemeinsten anerkannt ist, dass die Centralorgane für die zum Dilatator pupillae und zu den Retractionsmuskeln der Lider führenden Sympathicusfasern im Rückenmark liegen, und zwar in der Gegend vom 6. Hals- bis zum 3. Brustwirbel, — Centrum ciliospinale (BUDGE; — oculospinale, BERNARD). Ebenso wird die Erregung des Sphincterentonus mit grosser Wahrscheinlichkeit dem Rückenmark zugeschrieben, namentlich weil bei Rückenmarkskrankheiten Störungen des Sphincterenschlusses beobachtet sind. — Das automatische Centralorgan der vasomotorischen Nerven ist aber nicht bekannt. Früher wurde es in das Rückenmark verlegt, namentlich weil Durchschneidung der Rückenmarknerven stellenweise den Gefässtonus aufhebt. Die Fasern mischen sich aber (BERNARD) den spinalen Wurzeln erst mit den Rr. communicantes sympathici bei; jedoch fehlt auch dazu noch die Berechtigung, ihren Ursprung in sympathische Gang-

lien zu verlegen, weil beweisende Versuche erst erwartet werden. Auch scheinen andere Versuche darauf hinzudeuten, dass wenigstens ein Theil der Gefässnerven im Cerebrospinalorgan entspringt, weil nach halbseitigen Rückenmarksdurchschneidungen Gefässerweiterungen beobachtet wurden, theils auf derselben, theils auf der anderen Seite.

Endlich ist noch zu erwähnen, dass dem Rückenmark bisher die automatisch-rhythmische Innervation der Lymphherzen (beim Frosche, vgl. p. 131) zugeschrieben wurde, eine Annahme, welche neuerdings wieder zweifelhaft geworden ist.

B. Medulla oblongata.

Im verlängerten Marke sind folgende automatische Centra angenommen, welche in den grauen Kernen desselben ihren Sitz haben:

1. Das Centrum der rhythmischen Athembewegungen (Noeud vital, Point vital, FLOURENS), eine beschränkte Stelle an der Spitze des Calamus scriptorius, deren Zerstörung sofort die Athembewegungen unterbricht und daher bei Warmblütern fast augenblicklichen Tod herbeiführt. Das Studium dieses Centralorganes verspricht wichtige Aufschlüsse über das Wesen der rhythmischen Automatie. Erstens nämlich ist bei ihm eine Bedingung bekannt, von der das Zustandekommen der rhythmischen Automatie abhängt, nämlich der Zutritt von nicht mit Sauerstoff gesättigtem Blute (vgl. p. 74); man kann jene durch überschüssige Sauerstoffzufuhr aufheben. Da nun die Thätigkeit des Centralorgans wiederum einen gewissen Sauerstoffgehalt des Blutes stets voraussetzt, so scheint es als ob man irgend einen im sauerstoffarmen Blute vorhandenen Stoff als einen continuirlich wirkenden Erreger zu betrachten habe, den Sauerstoff aber als Bedingung für die Erregbarkeit des Centralorgans. Ferner ist das Athmungscentrum ausgezeichnet dadurch dass es zwei verschiedene Muskelgruppen unabhängig von einander in rhythmischer Abwechselung innervirt, die In- und Exspiratoren, und dass die Anzahl der in Thätigkeit gesetzter Fasern von der Stärke des Reizes abhängt (vgl. p. 69 den Eintritt der accessorischen Athemmuskeln). Endlich wird das Centralorgan durch Fasern des Vagus und des Laryngeus superior in auffallender Weise beeinflusst (s. p. 73). Man kann diesen Einfluss auf folgende Weise hypothetisch erklären (ROSENTHAL): Sowohl für die Innervation der Inspiratoren als

für die der Exspiratoren ist ein Widerstand der p. 333 bezeichne- Art zu supponiren, welcher den Rhythmus bewirkt. Nimmt man nun noch an, dass die Vergrösserung des einen Widerstands den Andrang der Reizung gegen den anderen verstärkt, dass ferner Reizung der Vagusfasern den inspiratorischen Widerstand schwächt, Reizung der Laryngeusfasern ihn verstärkt, so kann man alle im 3. Capitel angeführten Erscheinungen ableiten. Für gewöhnlich muss der inspiratorische Widerstand so klein angenommen werden, dass gar kein Andrang des Reizes gegen den exspiratorischen erfolgt, also keine active Exspiration stattfindet. Wird der inspiratorische Widerstand verstärkt, durch Durchschneidung der (beständig erregten) Vagi oder Reizung der Laryngei, so werden erstens die Inspirationen seltener und tiefer, zweitens aber treten durch den Andrang des Reizes gegen den exspiratorischen Widerstand und Ueberwindung desselben Exspirationsmuskeln in Thätigkeit, und in um so grösserer Zahl und Stärke, je stärker der Andrang ist. Wird umgekehrt jener geschwächt (durch Vagusreizung), so werden erstens die Inspirationen immer schneller und kleiner, zuletzt tetanisch, zweitens verschwinden alle activen Exspirationen, wenn solche überhaupt vorhanden waren. Wird endlich der Reiz verstärkt, d. h. wird das Blut sauerstoffärmer, so müssen offenbar sowohl Inspiration als Exspiration an Frequenz, Stärke und Zahl der betheiligten Muskeln zunehmen (resp. active Exspirationen eintreten, die vorher nicht vorhanden waren), — Dyspnoe (p. 74).

Diese wenn auch hypothetischen, doch als Anfang eines Verständnisses centraler Vorgänge höchst wichtigen Verhältnisse kann man sich am besten mit Hülfe des bereits p. 333 gebrauchten Beispiels klar machen; nur mit der Modification dass man den Gasstrom durch ein getheiltes Rohr in zwei Flüssigkeiten strömen lässt; die eine, die man sich für den Normalzustand sehr dünn im Vergleich zur zweiten denken muss, stellt den Inspirations-, die zweite den Exspirationswiderstand dar. Der Reizung des Vagus entspricht Verdünnung, der des Laryngeus Verdickung der ersten Flüssigkeit. Der Dyspnoe entspricht Vermehrung des Drucks des einströmenden Gases. Die in der ersten Flüssigkeit aufsteigenden Blasen entsprechen den Inspirationsinnervationen, die in der zweiten den Exspirationsanregungen. Zugleich zeigt das Beispiel, dass aus einfachem Grunde für die Fälle, wo in beiden Gefässen Blasen aufsteigen (active In- und Exspiration), ein alternirendes Aufsteigen sich herstellen muss.

2. Das Centrum der die Herzbewegung regulirenden Vagusfasern. Sein Ort ist noch nicht sicher bekannt. Dies Centrum ist bei warmblütigen Thieren automatisch-tonisch (tetanisch) thätig (p. 53). Wie jedoch (ebendaselbst) bereits erwähnt ist, kann man sich auch seine Thätigkeit, statt tetanisch, in

mässig schnellem Rhythmus vorstellen (v. BEZOLD). Wie sie wirklich geschieht hat man kein Mittel zu entscheiden.

3. Centrum für bilaterale epileptische Krämpfe. Bei Absperrung des arteriellen Blutzuflusses vom Gehirn (durch Unterbindung der vier Hauptarterien: Carotiden und Vertebrales), oder Verengerung derselben durch Reizung der vasomotorischen Nerven erfolgen sofort epileptiforme Convulsionen, welche bei Wiederzulassung des Blutes nachlassen (KUSSMAUL und TENNER). Da dieselben auch nach Entfernung aller vorderen Hirntheile eintreten, und nur durch Entfernung der Ped. cerebri und der Vierhügel etwas geschwächt werden, so muss man ihr Hauptcentrum in die Medulla oblongata verlegen. Nach einer andern Ansicht soll dies Centrum auch durch Congestion in Thätigkeit treten, und dann die Ursache der wahren Epilepsie sein (SCHRÖDER V. D. KOLK).

Die übrigen bekannten Centra des verlängerten Markes können nicht als automatische bezeichnet werden, weil ihre Wirkung nur durch Reflex oder durch den Willen eintritt. — Sie werden daher später abgehandelt.

Auch die beiden erstgenannten Centra können sowohl reflectorisch (wie beim Athemcentrum erörtert ist), als auch durch Seelenthätigkeiten beeinflusst werden. Es ist bekannt, dass die Athembewegungen willkürlich im Rhythmus, in der Tiefe und in der Ausdehnung modificirt und bis zu einem gewissen Grade willkürlich unterbrochen werden können. Ebenso haben die Gemüthsbewegungen einen grossen Einfluss auf den Rhythmus der Herzbewegungen, von dem man, freilich ohne genügenden Beweis, vermuthet dass er nicht direct auf die Herzganglien, sondern durch Vermittlung der Medulla oblongata und des Vagus ausgeübt wird. Man muss daher eine Verbindung dieser Centra mit den Seelenorganen des Grosshirns annehmen (s. unten bei der Leitung).

Im Gehirn selbst ist kein eigentlich automatisches Centralorgan bis jetzt constatirt.

2. Reflexvorgänge.

Man bezeichnet, wie schon mehrfach erwähnt, nur diejenigen centralen Vorgänge als reflectorische, bei welchen auf eine bestimmte centripetale Erregung eine bestimmte oder wenigstens gesetzmässig variirende centrifugale erfolgt, sei sie nun motorisch, secretorisch, u. s. w. Schon diese Definition zeigt, dass die refle-

ctorisch eintretenden Bewegungen (Reflexbewegungen) unwillkürlich erfolgen. Die Erfahrung lehrt aber, dass einerseits die Reize, welche zu Reflexbewegungen führen, meist zugleich empfunden, und dass andrerseits die reflectorischen Bewegungen grösstentheils auch willkürlich eingeleitet werden können. Die geordneten Reflexbewegungen sind im Allgemeinen so beschaffen, dass sie den Zustand beseitigen, dessen Dasein durch den sensiblen Reiz sich kundgiebt (s. unten).

Da der Reflexvorgang im Wesentlichen nur als Leitung einer Erregung von einer centripetalen auf eine centrifugale Faser aufzufassen ist (p. 332), so könnte man sich vorstellen, dass erstere im Centralorgan, etwa im Rückenmark, einfach direct in eine centrifugale Faser umbiege, oder gar, dass ein Uebergang der Erregung von einer centripetalen auf eine daneben liegende, nicht mit ihr zusammenhängende centrifugale Faser stattfinden könne (Querleitung). Letztere Annahme ist, als allen neueren Anschauungen widersprechend, längst verlassen. Erstere ist aus vielen Gründen höchst unwahrscheinlich: 1. die Zeit, welche der Reflexvorgang im Centralorgan erfordert (in der p. 336 angedeuteten Weise gemessen), ist viel zu gross, um auf einfache Faserleitung bezogen werden zu können ($^1/_{30}$—$^1/_{10}$ Secunde, Helmholtz); — 2. jene Annahme würde für jede Stelle, von welcher aus eine Reflexbewegung erregt werden kann, ausser den gewöhnlichen sensiblen besondere centripetale Fasern voraussetzen, die in besondere centrifugale übergehen, also ein besonderes Nervensystem; ein solches ist in der That eine Zeit lang, ohne anatomische Grundlage, angenommen und als „excitomotorisches" bezeichnet worden; — 3. offenbar müsste bei jeder Reizung einer Stelle, von welcher aus überhaupt Reflexe ausgelöst werden können, auch stets eine Reflexbewegung, und zwar immer dieselbe, erfolgen, was beides der Erfahrung widerspricht. — Man muss daher annehmen, dass die Vermittlung zwischen beiden beim Reflex betheiligten Fasern durch eine oder mehrere Ganglienzellen geschieht, welche ihrerseits wiederum mit anderen Ganglienzellen, unter andern auch mit Seelenorganen (die zunächst durch die centripetale Faser erregten [sensiblen] Ganglienzellen mit empfindenden Seelenorganen, die die centrifugale Faser zunächst erregenden [motorischen] mit Willensorganen), in Verbindung stehen. Letztere Annahme erklärt zugleich nicht nur die reflectorische Erregung verschiedener centrifugaler Fasern durch dieselbe centripetale und umgekehrt, —

sondern auch den Umstand (s. oben), dass viele reflexerregenden Eindrücke zugleich empfunden und viele reflectorische Bewegungen auch willkürlich eingeleitet werden können. Zugleich entspricht sie am meisten den anatomischen Ermittelungen (s. unten bei der Leitung).

Bei dieser Annahme entsteht nun zunächst die Frage, welche Einflüsse darüber entscheiden, welchen Weg eine centripetal angelangte Erregung weiterhin zu nehmen hat: 1. ob sie den reflectorischen Weg von der sensiblen Ganglienzelle zu einer oder mehreren motorischen, oder den zu empfindenden Seelenorganen einschlägt, und 2. im Falle des Reflexes, welche der vermuthlich zahlreichen offenstehenden Leitungen sie benutzt, oder wie viele derselben gleichzeitig, d. h. welche oder wie weit verbreitete Reflexbewegungen eintreten.

Die erste Frage ist bereits p. 336 im Allgemeinen beantwortet, wo die reflexbefördernden Einflüsse aufgezählt wurden (gewisse Narcotica, — pathologischer Tetanus, Abtrennung der Seelenorgane, z. B. Enthirnung oder Köpfung eines Thieres; über die hier eintretenden Reflexbewegungen s. unten bei den Seelenthätigkeiten). Als reflexhemmende Einflüsse werden noch folgende angegeben: a) Wie schon durch das zuletzt Angeführte angedeutet wird, vermögen die Seelenthätigkeiten zahlreiche Reflexe zu unterdrücken, zunächst der Wille. Auf Berührung des Augapfels tritt für gewöhnlich ein reflectorischer (unwillkürlicher) Schluss der Augenlider ein; es ist aber bekannt, dass man denselben durch den Willen verhindern kann. Im Schlafe geschehen daher die Reflexe sehr regelmässig. Zahlreiche Reflexvorgänge sind aber diesem Einfluss nicht unterworfen, z. B. die Pupillenverengerung bei Beleuchtung der Retina, die Ejaculatio seminis bei Reizung des Penis, u. s. w. — b. Im Gehirn soll es ein automatisches Organ geben, welches auf die Reflexvorgänge verzögernd oder hemmend wirkt; bei Fröschen soll es vorzugsweise in den Lobi optici liegen; auch seine eigene Thätigkeit soll reflectorisch angeregt oder verstärkt werden können, durch alle sensiblen Eindrücke (SETSCHENOW). Die Zeit nämlich, welche zwischen der Reizung einer Hautstelle und der reflectorischen Abwehr verstreicht, wird verkleinert, wenn man die betr. Hirntheile abschneidet, vergrössert, wenn man sie durch (auf einen vorn angelegten Querschnitt) aufgetragenen Kochsalzbrei reizt, — ferner vergrössert (auch beim Menschen), wenn gleichzeitig andre sensible Eindrücke einwirken.

Die zweite Frage wird annähernd beantwortet durch gewisse meist aus pathologischen Beobachtungen abgeleitete Reflexgesetze (PFLÜGER). Nach diesen treten Reflexbewegungen auf: 1. wenn einseitig: nur in der Körperhälfte, in welcher die erregte centripetale Faser liegt („gleichseitig"); — 2. wenn doppelseitig: auf der andern stets nur der ersten symmetrisch; — 3. wenn auf beiden Seiten ungleich stark: stets auf der erregten Seite stärker; — 4. zunächst gewöhnlich (vgl. 5.) in Muskeln, deren Nerven in (annähernd) gleichem Niveau mit den centripetal erregten entspringen; verbreitet sich von hier die reflectorische Erregung auf Fasern benachbarter Niveau's, so geschieht dies stets in der Richtung zur Medulla oblongata; — 5. entweder allgemein (in der ganzen Körpermusculatur, Tetanus), oder local beschränkt; im letzteren Falle entweder im Niveau der centripetalen Faser (resp. von hier sich verbreitend, s. 4.), oder in Nerven der Medulla oblongata (Kaumuskelkrämpfe [Trismus], Schlingkrämpfe [Hydrophobie], Athemkrämpfe, etc.) — Im Allgemeinen erstreckt sich die Ausbreitung der Reflexvorgänge auf um so mehr centrifugale Fasern, je intentensiver der Reiz und je stärker die Reflexerregbarkeit ist (s. oben). Ferner ist es höchst wahrscheinlich, da fast immer bei der Auslösung eines Reflexes viele sensible Fasern betheiligt sind, dass deren Combination den Weg der Reflexleitung bestimmt.

Die hier genannten Einflüsse und Gesetze sind natürlich noch vollständig unerklärt. Vorläufig kann man sich die meisten hierhergehörigen Verhältnisse unter dem schon mehrfach gebrauchten Bilde vorstellen, dass die Erregung in jeder motorischen Ganglienzelle, welche sie zu durchlaufen hat, einen gewissen Widerstand vorfindet, und dass dieser Widerstand vermindert wird durch Strychnin, durch pathologische Einflüsse u. s. w., vergrössert aber durch den Einfluss von Fasern, welche von Willensorganen oder von den p. 344 erwähnten Reflexhemmungscentren zu den Ganglienzellen treten. Denkt man sich ferner, dass die Erregung, um von einer sensiblen Zelle aus zu einer motorischen zu gelangen, die geringste Zahl von Zellen zu durchlaufen hat, wenn die motorische in gleichem Niveau und auf derselben Seite mit der sensiblen liegt, mehr wenn auf der andren Seite, und um so mehr je weiter beide im Niveau verschieden sind, so ergeben sich einfach die vier ersten PFLÜGER'schen Gesetze. Zur Erklärung des fünften müsste man noch annehmen, dass in den motorischen Ganglien der Med. oblongata der Widerstand sehr gering ist, oder dass sie durch besondre directe Faserleitung mit Zellen aller Niveau's verbunden sind.

A. Sympathische Ganglien.

Höchstwahrscheinlich finden in sympathischen Ganglien zahlreiche Reflexe statt; aber erst in neuester Zeit ist ein solcher mit voller Sicherheit nachgewiesen worden. Früher wurde wohl als

Beispiel sympathischen Reflexes die Thatsache angeführt, dass ausgeschnittene Darmstücke durch Reize in peristaltische Bewegung gerathen, ohne dass jedoch feststeht, ob dieser Erfolg nicht von directer Erregung des motorischen Apparates herrührt. Der einzig sichere Nachweis sympathischen Reflexes ist die p. 92 erwähnte Einwirkung der sensiblen Mundnerven auf die Secretion der Submaxillardrüse, welche auch noch stattfindet, wenn jede Verbindung mit dem Cerebrospinalorgan (durch Durchschneidung des Truncus tympanico-lingualis) aufgehoben ist (BERNARD), so dass man einen Reflex im Ganglion submaxillare annehmen muss. Angegeben, aber noch ohne Beweis, wird ferner, dass die sehr regelmässige Gefässverengerung bei Reizung sensibler Nerven ein Reflexvorgang sei dessen Centrum in sympathischen Ganglien liegt (BERNARD).

B. Rückenmark.

Das Rückenmark enthält äusserst zahlreiche reflectorische Centralorgane und es ist sehr wahrscheinlich, dass sämmtliche in der grauen Substanz gelegenen Ganglienzellen bei Reflexen betheiligt sein können, dergestalt dass die Zellen der Hinterhörner in der p. 343 erwähnten Bedeutung als „sensible“, die der Vorderhörner als „motorische“ fungiren. Der zunächst liegende Beweis hierfür liegt darin, dass von jeder Hautstelle aus Reflexe ausgelöst, also in jedem Niveau des Rückenmarks reflectorische Uebertragungen stattfinden können (vgl. p. 345), und dass von jeder beliebigen sensiblen Faser aus auf jede beliebige motorische ein Reflex erfolgen kann, wenn nur beide durch ein noch so kleines Stück leistungsfähigen Rückenmarks in Verbindung stehen. Daher können auch Reflexe von einer Körperhälfte auf die andre Seite stattfinden, wenn beide durch einen medianen Schnitt getrennte Rückenmarkhälften nur noch durch eine kleine stehen gelassene Brücke an irgend einer Stelle zusammenhängen. Man muss daher annehmen, dass im Allgemeinen jede mit einer centripetalen Faser zusammenhängende Ganglienzelle der Hinterhörner mit jeder (motorischen) Ganglienzelle des gleichseitigen Vorderhorns durch Vermittlung einer kleineren oder grösseren Zahl (je nach der Entfernung, s. p. 345) von Zellen in Verbindung steht, und dass in jedem Niveau auch Verbindungen mit den Vorderhörnern der anderen Seite vorhanden sind; ferner dass jede sensible und jede motorische Faser direct oder ebenfalls durch Zellenvermittlung mit den Seelen- und Reflexhemmungs-Organen (p. 344) communicirt. Dies

Alles wird nicht nur durch die Reflexerscheinungen, sondern auch durch die anatomischen Ermittelungen und die Erfahrungen über die Leitung im Rückenmark bestätigt (s. unten).

Im Normalzustande sind bei den Reflexbewegungen immer nur wenige Muskeln, häufig in geordneter Aufeinanderfolge betheiligt, so dass geordnete Bewegungen entstehen. Wie bereits angedeutet haben dieselben den Character der Abwehr einer Unbequemlichkeit oder Gefahr, oder der Abhülfe eines durch centripetale Nerven sich bemerkbar machenden Nothstandes. Bewegungen ersterer Art kann man am besten bei Schlafenden oder bei decapitirten Thieren (s. p. 344) beobachten; Angriffe, welche bei bestehendem Bewusstsein als schmerzhaft empfunden werden würden, werden in solchen Zuständen durch zweckmässige Bewegungen (Wegwischen einer ätzenden Flüssigkeit, Fortstossen eines kneipenden Körpers, ja sogar Locomotionen des ganzen Körpers zur Flucht) abgewehrt; in manchen Fällen ist es jedoch schwer oder unmöglich, diese zweckmässigen Bewegungen für das Ergebniss eines blossen Reflexmechanismus zu erklären, und man hat daher dem Rückenmark seelische Functionen zuschreiben zu müssen geglaubt. Ueber diese Frage s. unten bei den Seelenthätigkeiten. Beispiele von Reflexbewegungen der zweiten Art sind die unwillkürlichen Entleerungen bei gefüllter Blase oder Mastdarm, die Pollutionen bei überfüllten Saamenblasen, der (BRONDGEEST'sche) „Reflextonus" der Beuger, wenn ein solcher angenommen werden darf, u. a. m. Für alle diese präformirten Reflexe muss man annehmen, dass auf dem Wege, den die Erregung einschlägt, die supponirten Widerstände der Ganglienzellen weitaus am kleinsten sind. — Werden jedoch, z. B. durch Strychninvergiftung, die Widerstände allgemein vermindert, so treten auf jeden, auch den geringsten sensiblen Reiz Zuckungen der ganzen Körpermusculatur ein; diese überdauern häufig den Reiz lange Zeit (Reflexkrämpfe), so dass man annehmen muss, dass gewisse reflectorisch in Thätigkeit gesetzte Organe automatisch eine Zeit lang fortwirken.

C. Medulla oblongata.

Nicht nur die bereits genannten automatischen Centra der Medulla oblongata können reflectorisch in verstärkte oder modificirte Thätigkeit versetzt werden, sondern es giebt auch besondere Centralorgane, welche nur reflectorisch zu wirken scheinen. Dass die Centra der Medulla oblongata besonders leicht von jeder Kör-

Beispiel sympathischen Reflexes die Thatsache angeführt, dass ausgeschnittene Darmstücke durch Reize in peristaltische Bewegung gerathen, ohne dass jedoch feststeht, ob dieser Erfolg nicht von directer Erregung des motorischen Apparates herrührt. Der einzig sichere Nachweis sympathischen Reflexes ist die p. 92 erwähnte Einwirkung der sensiblen Mundnerven auf die Secretion der Submaxillardrüse, welche auch noch stattfindet, wenn jede Verbindung mit dem Cerebrospinalorgan (durch Durchschneidung des Truncus tympanico-lingualis) aufgehoben ist (Bernard), so dass man einen Reflex im Ganglion submaxillare annehmen muss. Angegeben, aber noch ohne Beweis, wird ferner, dass die sehr regelmässige Gefässverengerung bei Reizung sensibler Nerven ein Reflexvorgang sei dessen Centrum in sympathischen Ganglien liegt (Bernard).

B. Rückenmark.

Das Rückenmark enthält äusserst zahlreiche reflectorische Centralorgane und es ist sehr wahrscheinlich, dass sämmtliche in der grauen Substanz gelegenen Ganglienzellen bei Reflexen betheiligt sein können, dergestalt dass die Zellen der Hinterhörner in der p. 343 erwähnten Bedeutung als „sensible“, die der Vorderhörner als „motorische“ fungiren. Der zunächst liegende Beweis hierfür liegt darin, dass von jeder Hautstelle aus Reflexe ausgelöst, also in jedem Niveau des Rückenmarks reflectorische Uebertragungen stattfinden können (vgl. p. 345), und dass von jeder beliebigen sensiblen Faser aus auf jede beliebige motorische ein Reflex erfolgen kann, wenn nur beide durch ein noch so kleines Stück leistungsfähigen Rückenmarks in Verbindung stehen. Daher können auch Reflexe von einer Körperhälfte auf die andre Seite stattfinden, wenn beide durch einen medianen Schnitt getrennte Rückenmarkhälften nur noch durch eine kleine stehen gelassene Brücke an irgend einer Stelle zusammenhängen. Man muss daher annehmen, dass im Allgemeinen jede mit einer centripetalen Faser zusammenhängende Ganglienzelle der Hinterhörner mit jeder (motorischen) Ganglienzelle des gleichseitigen Vorderhorns durch Vermittlung einer kleineren oder grösseren Zahl (je nach der Entfernung, s. p. 345) von Zellen in Verbindung steht, und dass in jed[illegible] Niveau auch Verbindungen mit den Vorderhörnern der [illegible] Seite vorhanden sind; ferner dass jede sensible und j[illegible] Faser direct oder ebenfalls durch Zellenvermittl[illegible] len- und Reflexhemmungs-Organen (p. 344)

Alles wird nicht nur durch die Reflexerscheinungen, sondern auch durch die anatomischen Ermittelungen und die Erfahrungen über die Leitung im Rückenmark bestätigt (s. unten).

Im Normalzustande sind bei den Reflexbewegungen immer nur wenige Muskeln, häufig in geordneter Aufeinanderfolge betheiligt, so dass geordnete Bewegungen entstehen. Wie bereits angedeutet haben dieselben den Character der Abwehr einer Unbequemlichkeit oder Gefahr, oder der Abhülfe eines durch centripetale Nerven sich bemerkbar machenden Nothstandes. Bewegungen ersterer Art kann man am besten bei Schlafenden oder bei decapitirten Thieren (s. p. 344) beobachten; Angriffe, welche bei bestehendem Bewusstsein als schmerzhaft empfunden werden würden, werden in solchen Zuständen durch zweckmässige Bewegungen (Wegwischen einer ätzenden Flüssigkeit, Fortstossen eines kneipenden Körpers, ja sogar Locomotionen des ganzen Körpers zur Flucht) abgewehrt; in manchen Fällen ist es jedoch schwer oder unmöglich, diese zweckmässigen Bewegungen für das Ergebniss eines blossen Reflexmechanismus zu erklären, und man hat daher dem Rückenmark seelische Functionen zuschreiben zu müssen geglaubt. Ueber diese Frage s. unten bei den Seelenthätigkeiten. Beispiele von Reflexbewegungen der zweiten Art sind die unwillkürlichen Entleerungen bei gefüllter Blase oder Mastdarm, die Pollutionen bei überfüllten Saamenblasen, der [illegible] „Reflexionus" der Berger, wenn ein solcher angenommen werden darf, u. a. m. Für alle diese präformirten Reflexe muss man annehmen, dass auf dem Wege, den die Erregung einschlägt, die supponirten Widerstände der Ganglienzellen [illegible] zu [illegible] sind. Werden jedoch z. B. durch [illegible] die Widerstände allgemein vermindert, so treten auf jeden, auch den geringsten sensiblen Reiz Zuckungen der ganzen Körpermusculatur ein. [illegible] überdauern häufig den Reiz lange Zeit. [illegible], so dass man annehmen muss, dass gewisse reflectorisch in Thätigkeit gesetzte Organe automatisch eine Zeit lang fortwirken.

C. Medulla oblongata.

Nicht nur die bereits genannten automatischen Centra der Medulla oblongata können reflectorisch in [illegible] werden [illegible]

[illegible], sondern es giebt auch [illegible]

[illegible] zu wirken scheinen. [illegible]

[illegible] können von jeder [illegible]

perstelle aus reflectorisch erregt werden können, zeigen schon die p. 345 angeführten Reflexgesetze.

1. Das Athmungscentrum kann, abgesehen von der bereits erörterten Wirkung des Vagus und Laryngeus sup. von der Schleimhaut des ganzen Respirationscanals (Nase, Kehlkopf, etc.) reflectorisch zu modificirter Thätigkeit gebracht werden, wie das Niesen, das Husten etc. zeigt (s. p. 75). Näheres über diese Vorgänge ist nicht ermittelt. Nach andern Angaben (SCHIFF) soll die Reizung jedes sensiblen Nerven Modificationen der Athembewegung hervorbringen, die sich wie die bei Reizung des Laryngeus sup. verhalten; jedoch ist in den betr. Versuchen der Einfluss des Willens nicht genügend eliminirt.

2. Das Centrum der regulatorischen Vagusfasern für das Herz kann (beim Frosche) durch mässig starke rhythmische Erschütterung der Bauchwand, oder durch starke Erschütterung des ganzen Thieres reflectorisch erregt werden, so dass selbst Stillstand des Herzens eintritt (GOLTZ).

3. In der Medulla oblongata liegt das Centrum für die Zuckerbildung in der Leber, von dessen reflectorischer Function p. 140f. die Rede war. Von ihm gesondert, aber nahe dabei scheint ein anderes Centrum zu liegen, dessen Reizung (analog dem Zuckerstich, auch meist mit diesem verbunden) Vermehrung der Harnsecretion bewirkt (p. 107).

4. Das in der Medulla oblongata liegende Centrum für die Schlingbewegungen (s. unten bei der Leitung) wird durch die p. 120 genannten Nerven reflectorisch in Thätigkeit gesetzt.

D. Gehirn.

Im Bereiche der Hirnnerven kommen ebenso verbreitete und ganz ähnlich beschaffene Reflexbewegungen vor, wie beim Rückenmark. Als Beispiele (meist bereits erwähnt) mögen dienen: der Lidschluss bei Berührung der Conjunctiva (p. 296), die Pupillenverengerung bei Reizung des Opticus und Trigeminus (p. 267), die vermutheten Reflexe im Ohre (p. 301), die vermehrte Thränensecretion bei Reizung der Nasenschleimhaut.

3. Seelenthätigkeiten.

Psychische Functionen sind bisher nur den Centren des Cerebrospinalorgans zugeschrieben worden. Allgemein anerkannt aber

sind sie nur in den Hemisphären des Grosshirns, streitig dagegen in den übrigen Hirntheilen und im Rückenmark.

Grosshirnhemisphären.

Beweise, dass den Grosshirnhemisphären seelische Thätigkeiten zugeschrieben werden müssen, liegen in folgendem: 1. In der Thierreihe findet man eine um so grössere Entwicklung des Grosshirns im Vergleich zur Körpermasse und zum Gesammthirn, je mehr sich die geistigen Fähigkeiten denen des Menschen nähern. Ueber den Grad der Entwicklung giebt das Gewicht Aufschluss und ausserdem die Zahl der Gyri, weil eine Vermehrung der letzteren die verhältnissmässige Grösse der Oberfläche und somit die Menge der allein in Betracht kommenden grauen Substanz vermehrt. Doch sind die vergleichend anatomischen Schlüsse deshalb unsicher, weil die Bedeutung der verschiedenen Hirntheile bei vielen Thieren noch nicht erkannt ist. 2. Bei angeborener Kleinheit der Grosshirnhemisphären (Microcephalie, Cretinismus), bei Entartungen derselben (Hydrocephalus, etc.) findet sich eine entsprechende Verminderung der höheren Seelenthätigkeiten (Blödsinn). 3. Verletzungen, Compressionen, Erkrankungen des Grosshirns sind fast immer mit Bewusstlosigkeit, Benommenheit, Schlafsucht oder psychischer Aufregung verbunden. 4. Abtragung der Grosshirnhemisphären (bei Vögeln und Säugethieren) bringt einen schlafähnlichen Zustand hervor, in welchem alle willkürlichen Bewegungen, sowie alle Zeichen von Wahrnehmungen der vier „höheren" Sinne fehlen. Jedoch bestehen noch Reactionen gegen gröbere Eindrücke (s. unten). Bei schichtweiser Abtragung soll eine allmähliche Abnahme aller Seelenfunctionen eintreten (FLOURENS), eine Andeutung, dass dieselben nicht an besondere Orte des Hirns gebunden, sondern gleichmässig vertheilt sind. Frühere Angaben über das Gebundensein bestimmter (übrigens willkürlich abgezweigter) Geistesgebiete an besondere Hirnbezirke, vor Allem die phrenologischen, beruhen sämmtlich auf Täuschung.

Man behauptet ausserdem, dass den verschiedenen Graden geistiger Begabung beim Menschen verschiedene Grösse, Ausbildung und Gewicht des Grosshirns zu Grunde liege, indessen weichen die Resultate der Wägungen häufig hiervon ab. Abhängig von der Ausbildung des Grosshirns ist die Höhe, Breite und Vorwölbung der Stirn; ein Maass für die letztere bietet der Gesichtswinkel, gebildet von einer durch den hervorragendsten Punct der Stirn und die Oberkieferfuge und einer andren durch die Schädelbasis gezogenen Linie. Je spitzer dieser Winkel, um so thierähnlicher ist das menschliche Gesicht.

Auch den übrigen Theilen des Cerebrospinalorgans (Mittelhirn, Kleinhirn, Rückenmark) werden seelische („sensorische") Functionen zugeschrieben, freilich anderer Art als die des Grosshirns. Der des Grosshirns beraubte Organismus soll sich ganz so verhalten, wie ein schlafender (s. unten); d. h. es sollen willkürliche Bewegungen nur auf nachweisbare sensible Erregungen vorkommen, und dann immer nur die Abwehr einer drohenden Gefahr oder einer lästigen Empfindung zum Zwecke haben. Natürlich liegt der Gedanke nahe, bei solchen Vorgängen die Betheiligung psychischer Thätigkeiten in Abrede zu stellen und sie als blosse Reflexbewegungen zu deuten. Gegen diese Deutung wird indess angeführt (PFLÜGER): 1. dass auch Bewegungen vorkommen, bei denen ein sensibler Eindruck sich nicht oder nur sehr gezwungen nachweisen lässt; 2. dass die zur Erklärung dieser Bewegungen (und ebenso der Bewegungen Schlafender, p. 347) anzunehmenden Reflexmechanismen höchst complicirter Art sein müssten; 3. dass dieselbe sensible Erregung unter Umstände verschiedene Bewegungen zur Folge hat, die der jedesmaligen Lage des Organismus so zweckentsprechend angepasst sind, dass man sich der Annahme eines wenn auch dunklen Bewusstseins (Sensorium) nicht verschliessen kann (s. unten). Aus diesem Grunde nehmen Viele auch in den übrigen Theilen des Cerebrospinalorgans geringe Spuren von Seelenthätigkeiten an; diese müssen aber dann auch jedes kleinste Stück desselben als damit begabt ansehen, weil auch Stücke von Thieren, die nur einen kleinen Abschnitt des Rückenmarks enthalten, ähnliche Erscheinungen zeigen (PFLÜGER).

Die hauptsächlichsten Erfahrungen, auf welchen obige Schlüsse basiren, sind an geköpften (PFLÜGER) oder nur excerebrirten, oder auch nur zwischen Rückenmark und Gehirn (galvanocaustisch, GOLTZ) incidirten Thieren (bes. Fröschen) gewonnen. Die wichtigsten unter diesen Erscheinungen sind folgende: 1. Die Thiere nehmen einige Zeit nach der Operation ihre gewöhnliche (Frösche z. B. die sitzende) Lage ein, und suchen dieselbe auch unter abnormen Bedingungen, z. B. vertical aufgehängt, noch als leichte Beugung (s. p. 339) zu erhalten. Wollte man diese Erscheinung als automatische Muskelcontraction („Tonus" s. p. 338) auffassen, so müsste erst nachgewiesen werden, dass die Contraction auch noch besteht, nachdem die Lage eingenommen ist, was höchst unwahrscheinlich ist. Ueber die Deutung als reflectorische Contraction („Reflextonus") s. p. 338. — 2. Auf äussere unangenehme Eindrücke, besonders auf gefahrdrohende Verletzungen, reagirt das Thier durch zweckmässige Abwehrbewegungen: eine kneipende Pincette stösst es zurück, dem festhaltenden Finger sucht es zu entfliehen, auf die Haut getupfte Essigsäure wischt es ab, u. s. w. Dies als präformirte Reflexvorgänge zu deuten, stösst auf folgende Schwierigkeiten: a. man müsste dazu

unendlich viele und höchst complicirte Reflexmechanismen annehmen (nicht nur für jede kleinste Körperstelle, sondern auch für die verschiedensten Arten von Reizen eine besondere Abwehr); — b. die Bewegungen folgen nicht den für die unzweifelhaften Reflexbewegungen geltenden Gesetzen (s. p. 345); am deutlichsten tritt dies bei einem Vergleich mit durch Strychnin etc. vergifteten Thieren hervor. Der abgetrennte Schwanz eines vergifteten Aals contrahirt bei Reizung stets die Muskeln der gereizten Seite und schlägt daher, wenn der Reiz eine seitlich genäherte Flamme ist, grade in diese hinein; der unvergiftete dagegen entfernt sich von der Flamme, indem er die andere Seite contrahirt; — c. Die Bewegungen können nach Bedürfniss modificirt werden, das Thier hat also eine Auswahl unter verschiedenen Mitteln der Abwehr. Hat man z. B. das Bein, welches gewöhnlich zum Abwischen der Essigsäure benutzt wird, amputirt, so wird nach einigen jetzt fruchtlosen Bewegungen des Stumpfes ein anderes zu Hülfe genommen. Ein vertical aufgehängter Aalschwanz contrahirt bei seitlicher Näherung einer Flamme nicht die gegenüberliegenden (wie der horizontal befestigte), sondern die gleichseitigen Muskeln, weil bei ersterer Bewegung die Verrückung des Schwerpunctes ihn grade in die Flamme hineinpendeln lassen würde. — Gegen die Annahme sensorischer Functionen im Rückenmark sind Versuche geltend gemacht worden, die von dem Gesichtspuncte ausgingen, das Benehmen excerebrirter Thiere mit dem unverletzter (sie wurden nur zur Beschränkung willkürlicher Bewegungen geblendet) unter schwierigeren Verhältnissen zu vergleichen und namentlich zu untersuchen, wie weit die Auswahl in den Abwehrbewegungen gehe und benutzt werde (Goltz). In ersterer Beziehung wurden statt plötzlich einwirkender allmählich anwachsende Reize verwandt, gegen welche nur das nicht enthirnte Thier reagiren soll; für das zweite wurden künstliche Muskel- oder Hautverlagerungen bewerkstelligt, so dass die gewöhnlichen Abwehrbewegungen nicht zum Ziele führen konnten; trotzdem sollen in diesen Fällen die fruchtlosen oder selbst zweckwidrigen Bewegungen fortgesetzt werden. Ersteres aber beweist nur, dass enthirnte Thiere überhaupt erst auf stärkere Reize reagiren als unverletzte (denn allmählich ansteigende Reize wirken überall schwächer, als plötzlich hereinbrechende; vgl. p. 190f., 239f.); letzteres aber ist wegen der Complicirtheit der Bedingungen nicht zu deuten, und vor Allem zeigten hier die nicht enthirnten Thiere dieselben Zweckwidrigkeiten.

Schliesst man sich dem p. 335 Angedeuteten an, so ergiebt sich sofort, dass diese Frage überhaupt unentscheidbar ist. Denn danach wäre in Bezug auf die Erscheinung kein durchgreifender Unterschied zwischen reflectorischen und bewussten Bewegungen; beide wären gesetz- und regelmässig; ob aber die centralen Vorgänge mit Vorstellungen verbunden sind oder nicht, worauf es allein ankäme, lässt sich begreiflicherweise an keinem fremden Organismus entscheiden.

Verfolgt man nun weiter in's Specielle den Ort der Seelenthätigkeiten, so ergiebt sich nur noch die bereits vielfach erwähnte Wahrscheinlichkeit, dass besondere empfindende Seelenorgane existiren für jede sensible Nervenfaser, dass man also z. B. Seelenorgane annehmen muss, deren Erregung nicht nur die Vorstellung des Lichtes, sondern die einer bestimmten Farbe und eines bestimmten Ortes hervorruft. Viel weniger sicher ist es, ob auch die

Willensorgane so angeordnet sind, dass jedes einzelne mit einer einzelnen motorischen Faser zusammenhängt, seine Erregung also etwa die Vorstellung bewirkt, dass diese Faser zu verkürzen sei. Es ist vielmehr aus mehreren Gründen zu vermuthen (s. unten bei der Leitung), dass hier complicirtere Zwischenvorrichtungen existiren. Ueber die zwischen Empfindungs- und Willensorganen zu denkenden Seelenorgane ist nicht das Geringste bekannt, und es ist der freieste Spielraum zu Vermuthungen, ob die Erregung jedes einzelnen Seelenorgans (Ganglienzelle) mit einer bestimmten Vorstellung oder nur mit Vorstellungen einer Categorie verbunden sei, und welche Categorieen im letzteren Falle existiren.

Psychophysische Beziehungen.

Da man das Wesen der Vorstellung nicht definiren kann, so existirt begreiflicherweise auch kein directes Maass für dieselbe. Trotzdem hat man in neuerer Zeit in den exacter Betrachtung zugänglichsten Theil der Vorstellungen, nämlich die Empfindungen, durch einen Kunstgriff eine Art Messung eingeführt, durch welche eine bestimmte Beziehung zwischen dem Wachsthum des Erregungszustandes im Sinnesorgane und dem Wachsthum des dadurch bedingten Vorstellungs- (Empfindungs-) Zuwachses constatirt zu sein scheint. Es ist aber nicht zu übersehen, dass zwischen dem materiellen Processe im Sinnesorgan und dem im Seelenorgan eine ganze Reihe von Auslösungen existirt, über deren Verhältniss noch nichts bekannt ist, so dass man durchaus noch nicht weiss, wohin die ermittelte Beziehung zu verlegen ist. Man nennt sie die „psychophysische" (FECHNER).

Die psychophysischen Ermittlungen wurden dadurch gewonnen, dass man den kleinsten noch durch Empfindungen wahrnehmbaren Erregungszuwachs aufsuchte, d. h. den Erregungszuwachs, der den kleinsten noch sich geltend machenden Empfindungszuwachs bewirkt. Dieser Reizzuwachs ist innerhalb gewisser Grenzen stets der schon vorhandenen Reizgrösse proportional (E. H. WEBER), d. h. je stärker ein Reiz (etwa ein Druck) bereits ist, um so mehr muss er verstärkt werden, wenn eine Verstärkung wahrgenommen werden soll; dies Gesetz gilt für alle Sinnesorgane (FECHNER, VOLKMANN). Nennt man also einen Reiz β, die zugehörige Empfindung γ, den minimalen, noch merkbaren Reizzuwachs $d\beta$, und den dadurch bedingten kleinsten Empfindungszuwachs $d\gamma$, so ist der Quotient $\frac{d\beta}{\beta}$ constant; da man ferner Em-

pfindungszuwüchse $d\gamma$ den Quotienten $\frac{d\beta}{\beta}$ proportional setzen kann, so ist (K eine Constante):

$$d\gamma = \frac{K \cdot d\beta}{\beta}.$$

Integrirt man nun diese Gleichung, indem man die Empfindung γ als eine Summe vieler kleiner Empfindungszuwüchse bertrachtet, so ist

$$\gamma = \int \frac{K}{\beta} \cdot d\beta = K \cdot \log \text{nat}\, \beta.$$

Da ferner eine Reizstärke, um überhaupt wahrgenommen zu werden, schon einen bestimmten Werth b haben muss (den „Schwellenwerth", FECHNER), so muss man in die letzte Formel statt β setzen: $\frac{\beta}{b}$, also (um ein beliebiges Logarithmensystem wählen zu können, tritt für K der mit dem System variirende Factor k ein):

$$\gamma = k \cdot \log \frac{\beta}{b},$$

womit ausgedrückt ist, dass γ erst dann anfängt positiv zu werden, wenn $\beta > b$ [denn $\gamma = k\,(\log \beta - \log b)$]. Die Formel für γ („Maassformel", FECHNER) zeigt also, dass die Empfindungen wachsen wie die Logarithmen des auf den Schwellenwerth bezogenen Reizes, und deutet im Allgemeinen an, dass mit steigenden Reizen die Empfindungen (entspr. den Logarithmen) zuerst schnell, dann immer langsamer wachsen.

Auf die weitere Vereinfachung und Anwendung dieser Maassformel kann hier nicht eingegangen werden, zumal da die Tragweite dieser Ableitung noch nicht genügend zu beurtheilen ist. In Bezug auf den „Schwellenwerth" des Reizes sei noch bemerkt, dass, da die Wirkung eines Reizes von vielen Umständen abhängt (Intensität, Dauer, Vertheilung auf viele oder wenige empfindende Elemente, Geschwindigkeit des Auftretens, etc.), auch die Reizschwelle auf verschiedene Arten repräsentirt sein kann. Der Reiz eines Tones kann z. B. betrachtet werden als das Product aus der Anzahl der ihn zusammensetzenden Schwingungsreize und der Stärke derselben; die Reizschwelle eines höheren Tones wird daher bei geringerer Intensität liegen, als die eines tieferen.

Schlaf.

In den Seelenorganen wechseln zwei verschiedene Zustände, deren wesentlicher Unterschied unbekannt ist, mit einer gewissen Regelmässigkeit ab, der des Wachens und der des Schlafens. Es scheint eine Art des Schlafes zu geben, in welchem gar keine Seelenactionen stattfinden, so dass nur die automatischen und re-

flectorischen Centralorgane thätig sind. Die auf deren Thätigkeit beruhenden Functionen, Circulation, Athmung, Secretionen, Verdauung, u. s. w. gehen ihren regelmässigen Gang, und die sonst noch vorhandenen Reactionen gegen äussere Reize, die sich ganz ähnlich verhalten wie die geköpfter Thiere (p. 350), können ganz wie diese entweder als Reflexbewegungen oder als Erfolge eines noch vorhandenen Restes von Seelenfunctionen, sei es nun im Grosshirn, oder vielleicht in besonderen, nicht am Schlafe theilnehmenden Seelenorganen (des Rückenmarks, etc.) aufgefasst werden.

Ob Vorstellungen während des Schlafes existiren, kann nur durch Ein Mittel entschieden werden, nämlich durch die Erinnerung. Diese lehrt nun, dass sehr häufig unvollkommne Seelenthätigkeiten während des Schlafes stattfinden, die Träume. Sie sind mit Empfindungsvorstellungen ohne objective Ursache (Hallucinationen), Willensvorstellungen ohne Effect (Täuschung intendirter, aber unmöglicher Bewegungen) und Denkprocessen ohne die gewöhnliche Logik des wachen Zustandes (scheinbare Lösung von Aufgaben, die sich in der Erinnerung als unsinnig erweist) verbunden. Ueber die Zeit des Traumes zu entscheiden giebt es kein Mittel. Eine sehr häufige Beobachtung scheint anzudeuten, dass vielleicht die meisten Träume erst im Augenblick des Erwachens oder wenigstens einer plötzlichen Verflachung des Schlafes spielen; denn häufig endet ein Traum mit einer Empfindung, zu der eine objective Ursache vorhanden ist, welche zugleich das Erwachen bedingt; gleichzeitig ergiebt sich hieraus, dass mit den Träumen ausserordentliche Zeittäuschungen verbunden sind.

Das Erwachen aus dem Schlafe scheint meist durch eine Empfindung bewirkt zu werden, welche um so stärker sein muss, je tiefer der Schlaf ist. Die Schlaftiefe lässt sich dadurch ausdrücken, dass man in der p. 353 abgeleiteten Formel den Schwellenwerth b, d. h. die Stärke die ein Reiz haben muss, um zu einer Vorstellung zu führen, so gross annimmt, dass bei gewöhnlichen Reizungen γ negativ wird. Directe Messungen haben ergeben (KOHLSCHÜTTER), dass b, mithin die Schlaftiefe, vom Beginn des Schlafes zuerst sehr schnell, dann langsamer zunimmt, bis etwa zum Ende der ersten Stunde, dann wieder abnimmt, zuerst schnell, dann sehr langsam, um beim Erwachen den gewöhnlichen Werth zu erreichen. Häufig treten ohne bekannte Ursachen Verflachungen ein, denen dann wieder Vertiefungen folgen. Je

tiefer der Schlaf überhaupt wird, um so länger dauert er. Je tiefer der Schlaf, je grösser also b ist, um so stärker muss natürlich der Reiz β sein, welcher eine Empfindung, also Wachen hervorruft.

Die für das Einschlafen geeignetste Bedingung ist die möglichste Entfernung aller Reize; daher die Stille und Dunkelheit der Nacht. Der Schlaf scheint ferner um so leichter einzutreten, und um so tiefer zu sein, je grösser die vorhergegangenen Anstrengungen der Seelenorgane waren. Während des Schlafes findet eine Restitution derselben und ferner eine Herstellung der ermüdeten, jetzt grösstentheils erschlafften Muskeln statt. Die vielen sonst noch bekannten Einzelnheiten über Schlaf und Traum können hier übergangen werden.

4. Leitung in den Centralorganen.

Ausser den Anfängen der centrifugalen, zu Arbeitsorganen führenden, und den Enden der centripetalen, von Sinnesorganen kommenden Fasern enthalten die Centralorgane unzählige intercentrale Fasern (p. 249), welche die Ganglienzellen unter einander verbinden. Die weisse Substanz des Hirns und Rückenmarks besteht ausschliesslich aus Fasern.

Von intercentralen Fasern sind bereits erwähnt: die regulatorischen Fasern, d. h. solche, welche in einem automatischen Centralorgan den Rhythmus modificiren (p. 333); diese sind entweder centripetal, oder gehen von einem andern Centralorgan aus; ferner die Fasern, welche zur Erklärung der Reflexvorgänge zwischen sensiblen und motorischen Zellen angenommen werden mussten (p. 343); endlich müssen, wenn man zugiebt, dass dieselben centripetalen Fasern, welche zu Reflexen führen, zugleich Empfindungen verursachen können, und dass die reflectorich erregbaren centrifugalen Fasern auch willkürlich erregt werden können (p. 343), noch besondere Fasern zwischen sensiblen Ganglienzellen und empfindenden Seelenorganen, und ebenso zwischen motorischen Ganglienzellen und Willensorganen existiren. — Es ist nun hier noch eine vierte Art intercentraler Fasern zu erwähnen, welche man coordinirende Fasern nennen könnte. Zu ihrer Annahme führen die Erscheinungen der Mitbewegung und Mitempfindung.

1. Mitbewegung, coordinirte Bewegung. An vielen Stellen findet man, dass Bewegungen, welche für sich gesondert erfolgen können, in der Regel zusammen, entweder gleichzeitig

oder in geordneter Aufeinanderfolge auftreten. Nur ausnahmsweise könnte dies Verhalten mechanisch erklärt werden (z. B. die peristaltische Darmbewegung durch die p. 120 erwähnte Annahme). In der Regel muss man einen Zusammenhang in den Centralorganen der beherrschenden Nervenfasern annehmen, durch welchen die Erregung sich entweder von einer Ganglienzelle der anderen mittheilt, oder gleichzeitig allen (durch Reflex oder Willen) übertragen wird. — Bekannte Beispiele von coordinirten Bewegungen sind: 1. die regelmässig aufeinanderfolgenden Contractionen der Herzabschnitte, 2. die peristaltischen Bewegungen des Verdauungscanals, Schlingen etc., 3. complicirte Bewegungsgruppen, welche willkürlich eingeleitet werden, z. B. die Bewegungen des Augapfels, das Gehen, Kauen, etc. Da nachweislich alle diese Bewegungsgruppen auch reflectorisch genau in derselben Anordnung hervorgebracht werden können, so ist es höchst unwahrscheinlich und auch unserm Bewusstsein fremd, dass der Wille jeden einzelnen der zugehörigen Muskeln besonders beeinflusst (vgl. p. 352); vielmehr ist anzunehmen, dass die einzelnen Centralorgane der zusammengehörigen Fasern (motorische Ganglienzellen, p. 343) unter sich durch intercentrale Fasern zu einem coordinirenden Centralorgan verbunden sind, welches im Ganzen entweder durch den Willen, oder durch Reflex in Action gesetzt wird. — Die ausserdem meist als „Mitbewegung“ angeführte Erscheinung, dass mit einer intendirten Bewegung zugleich eine andre unwillkürlich eintritt, ist nur eine unwesentliche Modification dieses allgemeinen Princips.

2. Mitempfindung, Irradiation, Induction. Diesen Erscheinungen liegt zu Grunde, dass mit der Erregung einer sensiblen Faser zugleich andere, meist benachbarte oder irgendwie zugehörige erregt erscheinen, d. h. Empfindungen verursachen, die in ihre Endorgane localisirt werden. Solche Erscheinungen sind bereits erwähnt beim Sehorgan (p. 278) und beim Tastsinn (p. 326); hier kann noch angeschlossen werden, dass Reizung des äusseren Gehörgangs nahe dem Trommelfell mit einem Kitzel im Kehlkopf verbunden ist, u. dgl. m. Dies deutet darauf hin, dass auch sensible Centralorgane unter einander zusammenhängen und vielleicht viele gemeinschaftlich der Seele einen Eindruck zuleiten. Hierfür spricht auch, dass die Endorgane der sensiblen Nerven nicht direct in Seelenorganen (Grosshirn), sondern in anderen Theilen liegen (s. unten).

Es frägt sich nun, wo diese verschiedenen Fasergattungen und Coordinationsorgane in den Centralorganen zu suchen sind. Die anatomischen Ermittelungen sind noch zu unvollkommen, um allein auf diese Frage zu antworten. Der Hauptanhaltspunct ist also das ebenfalls höchst schwierige und unsichre Experiment, Durchschneidung und Reizung. Demgemäss sind die hier folgenden Angaben alle als noch völlig unsicher zu betrachten. Ueber den Sympathicus folgt das Wesentliche im Anhange.

A. Rückenmark.

Die Wurzeln der Rückenmarksnerven (p. 254) lassen sich bis in die graue Substanz hinein verfolgen, wo die vorderen in grossen vielstrahligen Ganglienzellen der Vorderhörner (motorische Zellen), die hinteren in kleineren Zellen der Hinterhörner (sensible Zellen) endigen. Zweifelhaft ist es, ob ein Theil derselben, statt in die graue Substanz einzudringen, direct in die weisse umbiegt und hier geradeswegs zum Gehirn verläuft. Zwischen den Ganglienzellen der grauen Substanz werden alle nur denkbaren intercentralen Verbindungen: in demselben Niveau quere, gekreuzte und sagittale, und dieselben Combinationen zwischen verschiedenen Niveau's beobachtet, endlich Verbindungen der Zellen mit Längsfasern der weissen Substanz.

Die Reizversuche ergeben nun (Brown-Séquard, Schiff, van Deen), dass die Reizung aller Rückenmarkstheile erfolglos ist (weder Bewegungen noch Empfindungen bewirkt), mit Ausnahme der die weisse Substanz quer oder schräg durchsetzenden Wurzelfasern. Da aber trotzdem die Substanz des Rückenmarks leitend wirkt, so muss man annehmen, dass ihre Fasern und Zellen zwar leiten, aber nicht direct erregt werden können: die unerregbaren motorisch leitenden Theile heissen „kinesodisch“, die unerregbaren sensibel leitenden „ästhesodisch“. Durchschneidungsversuche, ebenso pathologische Beobachtungen, zeigen ferner: a. Durchschneidung (oder degenerative Unterbrechung) des ganzen Rückenmarks vernichtet unterhalb des Schnittes Empfindung und willkürliche Bewegung; im Allgemeinen leitet also das Rückenmark die sensiblen und motorischen Rumpffasern zum Hirn; b. die übrigen Durchschneidungsversuche (halbseitige Schnitte in Einem oder mehreren Niveau's, Durchschneidungen einzelner Stränge, partielle Durchschneidungen der grauen Substanz, etc.) geben nach den vollständigsten, freilich noch unbestätigten Angaben (Schiff) folgende

Resultate: Die sensible Leitung geschieht nur durch die weissen Hinterstränge und durch die graue Substanz in ihrer ganzen Ausdehnung; zwischen diesen beiden Leitungen besteht folgender Unterschied: die graue Substanz leitet nicht isolirt, d. h. partielle Durchschneidungen bringen nicht local beschränkte Unempfindlichkeiten hervor, sondern schwächen und verzögern in der ganzen unterhalb des Schnitts versorgten Körperregion ziemlich gleichmässig die Empfindung; auch geschieht die Leitung nach allen Richtungen, wie die Versuche zeigen, bei denen die sonst völlig durchschnittne graue Substanz nur durch eine beliebig liegende Brücke in Zusammenhang bleibt; dem entsprechend soll die graue Substanz nur zur Leitung des leicht irradiirenden Schmerzgefühls, nicht der genau localisirten Tastempfindungen (und des Muskelgefühls, p. 328) dienen, so dass ihre Durchschneidung „Analgesie" bewirkt, d. h. Empfindungsvermögen für Berührung, aber nicht für Schmerz (wie bei Chloroformirten); die isolirte Leitung der Tastempfindungen etc. soll den weissen Hintersträngen zukommen, deren partielle Durchschneidungen oder Degenerationen locale Anästhesieen und Muskelgefühlsstörungen hervorbringen. Beide Substanzen sind „ästhesodisch" (s. oben). — Die motorische Leitung geschieht durch die weissen Vorderstränge und ebenfalls die graue Substanz in ihrer ganzen Ausdehnung, welche beide „kinesodisch" sind; auch hier ist nachgewiesen, dass die graue Substanz nach allen Richtungen leitet (vgl. oben); ob in ihrer Function und der der weissen Vorderstränge (welche isolirt leiten) ein analoger Unterschied bestehe wie bei der sensiblen Leitung, ist nicht ermittelt. — Nach allen partiellen Rückenmarksdurchschneidungen bleibt in den unterhalb des Schnitts versorgten Theilen eine erhöhte Erregbarkeit (Hyperästhesie, Hyperkinesie) zurück, die vermuthlich nur in dem Reizzustand des Rückenmarks durch den Eingriff ihre Ursache hat. Oeffnung des Spinalcanals schwächt bei allen Thieren Empfindung und Bewegung.

Die hier gemachten Angaben, weit entfernt ein befriedigendes Verständniss zu geben, passen doch im Ganzen gut zu den bereits p. 346 erörterten Vermuthungen über den vielfachen Zusammenhang von Ganglienzellen in der grauen Substanz und die Bedeutung desselben, namentlich für die Reflexvorgänge. Coordinationscentra sind in der grauen Substanz des Rückenmarks zwar zu vermuthen; selbst die anatomisch nachgewiesenen Gruppirungen motorischer Zellen in den Vorderhörnern sprechen dafür; es fehlt aber jeder sichre physiologische Nachweis. Früher wurde angegeben, dass die Beugemuskeln und die Streckmuskeln der Extremitäten besondere Centra im Mark haben, weil Verletzung in verschie-

denen Niveau's oben Beugung, unten Streckung bewirkt (ENGELHARDT); dieser Erfolg, der kinesodischen Eigenschaft des Marks widersprechend, wird indess jetzt anders gedeutet (SCHIFF).

B. Medulla oblongata.

Im verlängerten Mark nähern sich die bisher um die Axe gelegenen vier Stränge der grauen Substanz immer mehr der hinteren Oberfläche, und treten endlich, indem zugleich der Centralcanal des Rückenmarks frei auf der Oberfläche mündet (hinterer Winkel der Rautengrube, Calamus scriptorius), frei zu Tage, indem sie am Boden der Rautengrube, die bisherigen hinteren nach aussen von den vorderen, liegen. Ausserdem treten in der Medulla oblongata neue graue Massen auf, meist paarig in die weisse eingebettet und durch Commissurenfasern quer verbunden, z. B. die Oliven, Nebenoliven, Hypoglossuskerne etc. Die weisse Substanz, welche an Dicke stark zunimmt, lässt schwer die Fortsetzung der weissen Rückenmarksstränge erkennen. Als Fortsetzung der weissen Vorderstränge werden angegeben (SCHIFF) die Hülsen- und Seitenstränge der Med. obl., von denen erstere hauptsächlich zu den Extremitätennerven, letztere zu den Athemnerven (Phrenici) leiten sollen; über die Fortsetzung der Hinterstränge fehlen entschiedene Angaben. Die Med. obl. ist reich an automatischen, reflectorischen und coordinirenden Centralorganen. Unter den letzteren sind aufzuführen: das Centrum für coordinirte mimische Bewegungen, für die Kaubewegungen, Schlingbewegungen. Jede genauere Angabe muss wegen mangelnder Beweise unterbleiben. Auch die Med. obl. ist bis auf die durchtretenden Nervenwurzeln ästhesodisch und kinesodisch.

C. Gehirn.

Die Ermittelungen über die Leitung im Gehirn sind deshalb die unsichersten von allen, weil hier Centralorgane der verschiedensten Arten zusammenliegen und die von ihnen abgehenden Fasern zum Theil die sonderbare Erscheinung der Kreuzung zeigen, über welche erst sehr wenige anatomische Ermittelungen existiren; diese Ungewissheit, ob Kreuzung da ist oder nicht, macht aber das physiologische Experiment so äusserst vieldeutig, das zur Zeit noch gar keine sicheren Angaben über die Hirnleitung gemacht werden können.

Letzteres ergiebt sich aus Folgendem: Ein Hauptmittel zur Erforschung der motorischen Hirnleitung sind die bei Verletzung gewisser Hirntheile auftreten-

den „Zwangsbewegungen", d. h. anscheinend automatische Bewegungen in bestimmten, sonst nicht vorkommenden Richtungen, namentlich: a. Reitbahn- oder Manége-Bewegung, d. h. unausgesetzte Bewegung in der Peripherie eines Kreises; b. Zeigerbewegung, wobei das Thier sich als Radius eines Kreises bewegt, in dessen Centrum die Hinterbeine bleiben; c. Wälz- oder Rollbewegung, Drehung um die Längsaxe des Thieres; d. krampfhaftes Vorwärts- oder Rückwärtseilen. Diese Bewegungen lassen nun die verschiedensten Deutungen zu: vor allen Dingen ist es zweifelhaft, ob sie die Folge der Reizung oder der Lähmung eines (etwa coordinirenden) Centralorgans sind, oder ob nur durch Verletzung eines leitenden Theiles willkürliche Fluchtbewegungen des geängstigten Thieres eine abnorme Richtung annehmen. (Sind z. B. die Halsmuskeln einer Seite gelähmt oder krampfhaft contrahirt, so dass der Kopf nicht in der Axe des Rumpfes steht, so wird das Vorwärtseilen leicht in ein Kreisen nach der Seite übergehen, auf welche der Kopf gerichtet ist). Nimmt man die letztere Deutung als die wahrscheinlichere an (SCHIFF), so ist es wiederum zweifelhaft ob der leitende Theil gereizt oder gelähmt ist; jede dieser beiden Möglichkeiten involvirt, wie leicht einzusehen ist, eine besondere Annahme über gekreuzten oder nicht gekreuzten Verlauf der leitenden Theile, denn wenn z. B. nach rechtsseitiger Verletzung Zwangsbewegung nach rechts eintritt, so kann man annehmen dass diese durch linksseitige Lähmung oder rechtsseitige Reizung erfolgt; im ersteren Falle verlaufen die verletzten Fasern gekreuzt, im zweiten nicht. — Da nun Art und Richtung der Zwangsbewegungen, welche fast bei allen Verletzungen eines Hirntheils (Pons, Pedunculi cerebri, Corpp. striata, etc.) eintreten, nicht einmal hinreichend constant festgestellt ist, so müssen hier alle auf ihrer Deutung beruhenden Angaben unterbleiben.

Im Grossen und Ganzen scheint als Resultat aller hierhergehörigen anatomischen und physiologischen Ermittelungen gelten zu können, dass das Gehirn, abgesehen von den Grosshirnhemisphären, (also Mittelhirn und Kleinhirn), ebenso wie die Medulla oblongata, in seinen grauen Massen hauptsächlich Coordinations- und Reflexorgane enthält; fast alle Nervenfasern des Körpers, sowohl motorische als sensible, auch die vordersten Hirnnerven, können in diese Theile hinein verfolgt werden und zwischen den grauen Ursprungsstellen der einzelnen sind die verschiedensten Verbindungen durch Commissurenfasern nachgewiesen; namentlich finden auch symmetrische Verbindungen durch Quercommissuren statt. Alle näheren Angaben sind aber unsicher; am besten constatirt, durch Versuche und pathologische Erfahrungen, scheint noch, dass das Kleinhirn Coordinationsorgane für die Locomotionsbewegungen enthalte, da seine Wegnahme Störungen in der Erhaltung des Gleichgewichts, in den Gangbewegungen u. s. w. verursacht (R. WAGNER).

Sämmtliche Willens- und Empfindungsbezirke einer Körperhälfte stehen mit der Grosshirnhemisphäre der andern Seite in Verbindung, wie namentlich aus den bekannten Folgen apoplectischer Ergüsse hervorgeht. Es müssen also sämmtliche in das

Grosshirn eintretende Fasern sich in der Mittellinie kreuzen. An dem Uebergang in das Grosshirn, nämlich in den Pedunculi cerebri, ist die Kreuzung bereits vollendet. Der Ort der Kreuzungen ist noch nicht vollständig ermittelt. Die der aus dem Rückenmark kommenden motorischen Fasern, früher mit Unrecht in das Rückenmark verlegt, ist in der Medulla oblongata und im Pons zu suchen, und ist auf eine längere Strecke vertheilt (die Kreuzung geschieht successive). Die anatomisch erwiesene Kreuzung (Decussatio) der Pyramidenfasern gehört nicht hierher, weil die Pyramiden nicht die Fortsetzungen der motorischen Rückenmarksstränge darstellen (s. oben). Wo die Kreuzung der sensiblen Rückenmarksfasern geschieht, weiss man nicht. Ueber die Kreuzung der Hirnnerven existiren nur bei wenigen anatomische Ermittelungen (s. d. anat. Lehrbb.). Ueber das Chiasma opt. s. p. 284.

Anhang. Zusammenstellung über den Sympathicus.

Im Capitel XI. war die specielle Nervenphysiologie des Sympathicus bis zur Betrachtung der Centralorgane aus Gründen verschoben worden, welche sich aus den Erörterungen dieses Capitels genügend ergeben.

Im Allgemeinen werden diejenigen Nerven als sympathische bezeichnet, welche die Eingeweide und die Gefässe versorgen, gleichgültig welches ihr Ursprung sei; auch werden die marklosen Nervenfasern, welche überwiegend in den sympathischen Nerven enthalten sind, als „sympathische Fasern“ bezeichnet. Der Ursprung der sympathischen Nerven ist nicht hinreichend constatirt. Die zahlreichen Ganglienzellen, welche haufenweise in den grossen Körperhöhlen und einzeln in den Parenchymen vieler Eingeweide zerstreut sind, sind jedenfalls als Hauptcentralorgane des Sympathicus zu betrachten; aber es ist anatomisch nachgewiesen, dass viele sympathische Fasern theils durch die Rami communicantes der Spinalnerven, theils durch Communicationen mit den Hirnnerven, mit dem Cerebrospinalorgan in Verbindung stehen. Auch sind bereits physiologische Thatsachen dieser Art erwähnt, das Centrum oculospinale (p. 339), ferner gewisse Versuche über den Ursprung der Gefässnerven (p. 340). Jedoch scheint kein einziger sympathischer Nerv mit Willensorganen in Verbindung zu stehen, denn alle Bewegungen der Eingeweide sind völlig unwillkürlich. Ebenso ist die Empfindlichkeit der Eingeweide äusserst gering, so dass man sie den wenigen markhaltigen („cere-

brospinalen") Fasern zuschreibt, welche die sympathischen Nerven enthalten. Nur glatte Muskeln, und diese wie es scheint sämmtlich, werden vom Sympathicus beherrscht.

In den eigentlich sympathischen Centralorganen sind nachgewiesen: automatische (motorische und secretorische) Functionen (p. 337), Reflexe (p. 345), Coordinationen (p. 356). Auch ein Hemmungsmechanismus ist auf sympathischem Gebiete bekannt, nämlich die Aufhebung der peristaltischen Dünndarmbewegungen durch Reizung des Splanchnicus major (p. 120). Da die sympathischen Fasern zum Theil mit dem Cerebrospinalorgan zusammenhängen, so sind sowohl Hemmungen sympathischer Organe von Seiten des Cerebrospinalorgans (Vagus und Herz) möglich, als auch Reflexe im Gehirn und Rückenmark entweder von sympathischen auf sympathische Fasern, oder von cerebrospinalen auf sympathische (Geschmacksreflex auf die Submaxillardrüse, p. 91; Uteruscontraction bei Saugen an den Brustwarzen), oder von sympathischen auf cerebrospinale (Reflexkrämpfe von den Eingeweiden aus erregt, bei Strychninvergiftung). Ueber Wirkungen gereizter sympathischer Nervenfasern ist noch folgendes zusammenzustellen:

1. Grenzstrang. Reizung desselben am Halse bewirkt nach oben Erweiterung der Pupille und der Lidspalte (p. 267. 296), Verengerung der Kopfarterien (p. 65), und vermehrte Secretion der Speicheldrüsen mit eigenthümlichem Secret (p. 91 f.); nach unten Beschleunigung des Herzrhythmus (vgl. p. 53). Reizung im Brusttheil soll Bewegungen fast sämmtlicher Brust- und Baucheingeweide hervorbringen; im Lenden- und Sacraltheil Bewegungen des Darmes, der Harn- und Geschlechtsorgane; Verengerung der Gefässe in der unteren Extremität; endlich Secretionen verschiedener Drüsen (nicht constatirt).

2. Plexus. Die Reizung der Plexus hat im Allgemeinen ähnlichen, nur mehr localisirten Erfolg, wie die des Grenzstrangs. So bewirkt Reizung des Plex. coeliacus und mesaraicus starke peristaltische Dünndarmbewegungen, Reizung des Plex. lienalis Verkleinerung der Milz (JASCHKOWITZ). Von der Wirkung des Splanchnicus war schon mehrfach die Rede.

3. Parenchymganglien. Die Kenntniss über ihre Thätigkeit beschränkt sich auf das beim Herzen Gesagte.

Ueber die Bedeutung der Ganglien an den sensiblen Wurzeln der Rückenmarksnerven, des Trigeminus u. s. w., welche ebenfalls meist zum Sympathicus gerechnet werden, weiss man nichts Sicheres.

VIERTER ABSCHNITT.

Entstehung, Entwicklung und Ende des Organismus.

VIERZEHNTES CAPITEL.

A. ALLGEMEINES.

Die Entstehung neuer Organismen ist stets an das Vorhandensein von alten geknüpft. Seitdem die freie Zellbildung allgemein verworfen ist, darf man überhaupt aussprechen, dass kein organisches Formgebilde aus formlosem Material, sondern jede Form aus einer bereits bestehenden hervorgeht. Das allgemeine Schema der Neubildung ist entweder das Zerfallen des bestehenden Organismus in Theile, die sich von nun ab selbstständig entwickeln, oder die Abspaltung eines sich selbstständig entwickelnden Theiles von dem weiter bestehenden alten Gebilde, welcher entweder mit diesem in Zusammenhang bleibt oder sich von ihm trennt.

Dem eben Gesagten steht gegenüber die noch immer vertheidigte Lehre von der Urzeugung (Generatio spontanea, aequivoca), d. h. der Entstehung von organisirten Wesen aus formlosem Material, z. B. in Gährung oder Fäulniss begriffenen flüssigen Massen. Scheinbare Beweise dafür sind: 1. das Entstehen von pflanzlichen und thierischen Organismen (Pilze, Infusorien) in Aufgüssen organischer Substanzen; 2. das Entstehen von Organismen in völlig abgeschlossenen Höhlen (Entozoen). Jene aber entstehen nachgewiesenermaassen durch die zahlreichen der Luft beigemengten Keime, denn die Infusion bleibt unbelebt, wenn die Luft ohne ihre Beimengungen (durch Ueberbinden des Gefässes mit Filtrirpapier) hinzutritt, oder wenn diese vorher zerstört worden sind (Leitung der Luft durch glühende Röhren). Die Entozoen aber entstehen sicher durch genossene Keime und können in gewissen Stadien ihrer Entwicklung selbst in geschlossene Höhlen einwandern. Trotzdem deutet die Lehre, dass die Erdtemperatur einst so

hoch war, dass kein organisches Wesen bestehen konnte, darauf hin, dass zu irgend einer Zeit eine wahre Urzeugung stattgefunden haben muss.

Die Aehnlichkeit der erzeugten mit den erzeugenden Organismen erstreckt sich nicht bloss auf die allgemeine Form, sondern auch auf besondere Bildungen, welche nicht die Gattung (Genus) oder Art (Species), sondern die Abart (Varietät, Rasse) characterisiren, so dass selbst zufällig entstandene formelle Eigenthümlichkeiten sich leicht „vererben". Hierauf gründet sich der Versuch, auch die Entstehung der Arten und Gattungen durch vererbte und immer weiter ausgebildete Formabarten zu erklären (DARWIN). Zur Erklärung der Thatsache, dass eine einmal vorhandene Formabart sich immer weiter ausbildet, genügt eine Annahme, auf welcher das DARWIN'sche System basirt, nämlich die, dass von den entstehenden Organismen nur ein Bruchtheil die zum Fortbestehen erforderlichen Bedingungen genügend vorfindet, dass demnach unter den entstehenden ein Kampf um das Dasein vorhanden ist. In diesem werden immer diejenigen siegen, deren Eigenschaften für die localen Verhältnisse am günstigsten sind. Ist also in einer Thierart auf irgend eine Weise eine gewisse Formvariation entstanden, welche die betreffenden Individuen für die bestehenden Verhältnisse geeigneter macht (z. B. zur Herbeischaffung der Nahrung, zum Ertragen der Temperatur, zum Kampf gegen Feinde, zur Anlockung des andern Geschlechts zur Begattung), so werden diese bei dem Kampfe um das Dasein unter den gegebenen Umständen die Oberhand behalten, ihre Eigenthümlichkeit wird durch Vererbung sich erhalten und durch weitere Variation in derselben Richtung sich immer mehr von der ursprünglichen Form entfernen. So können von derselben Abstammung in verschiedenen Localitäten so verschiedene Abarten sich ausbilden, dass aus den Varietäten neue Species, aus den Species Genera werden. Dass die Uebergangsformen von einer Species zur anderen sich nicht vorfinden können, findet man sofort, wenn man erwägt, dass unter allen von einer Stammform herrührenden grade die extremen Formen am wenigsten bei dem Kampfe ums Dasein collidiren, die mittleren also am leichtesten zu Grunde gehen. — Eine weitere Durchführung dieses Princips in umgekehrter Richtung gestattet die Anschauung, dass alle thierischen (und pflanzlichen) Formen von nur wenigen, vielleicht einer einzigen Stammform herrühren. — Die DARWIN'sche Anschauung hat noch eine andere fruchtbare Seite; sie ersetzt nämlich auch im Speciellen alle teleologischen Anschauungen dadurch dass sie zeigt, wie von allen zufällig entstandenen Bildungen immer nur die zweckmässigsten sich erhalten können, die übrigen aber zu Grunde gehen müssen. — Da die künstliche Thierzüchtung ebenfalls die Erblichkeit gewisser Eigenthümlichkeiten benutzt, und dieselben dadurch weiter ausbildet, dass sie die am meisten damit begabten Individuen vorzugsweise pflegt und zur Fortpflanzung zulässt, so ist das angedeutete Princip von dem Urheber als „natürliche Züchtung" (natural selection) bezeichnet worden.

Zeugungsformen.

Die Grundformen der Zeugung sind folgende:

1. Spaltung des bestehenden Organismus in mehrere gleichwerthige Stücke, welche selbstständig, vereinigt oder getrennt, weiter leben und zur Grösse des alten anwachsen, — Zeugung durch Theilung. Hieran schliesst sich das gesonderte Fortle-

ben der Stücke künstlich getheilter Thiere, welches vielfach beobachtet ist.

2. Abspaltung eines Bestandtheils des alten Organismus, welcher vereinigt mit jenem oder getrennt von ihm sich selbstständig entwickelt, während der erstere weiter besteht. Ist der sich abspaltende Theil ein wesentlicher, mehrzelliger Bestandtheil des alten, der eine Zeit lang oder für immer mit ihm vereinigt bleibt, so nennt man den Vorgang „Zeugung durch Knospenbildung“. Ist der sich abspaltende Theil jedoch nur eine einzige Zelle, welche ohne organische Verbindung mit dem Mutterorganismus sich entwickelt, so entsteht eine „Zeugung durch Eibildung“ und die sich entwickelnde Zelle heisst „Keimzelle“ oder „Ei“.

Die Zeugung durch Theilung und durch Knospung kommt nur bei niederen Thierformen vor; dagegen ist die Zeugung durch Eibildung in der ganzen übrigen Thierreihe bis zum Menschen, und auch bei vielen niederen Thieren neben den erstgenannten Zeugungsformen vorhanden.

Die Eizelle ist das Product eines besonderen Organs, des Eierstocks. Nur bei wenigen Thieren geht die Entwicklung des Eies ohne Weiteres bis zu Ende vor sich (Parthenogenesis). Die Regel ist, dass zur Entwicklung überhaupt, oder wenigstens über eine gewisse niedere Grenze hinaus der Zutritt eines besonderen Elementes zum Ei erforderlich ist. Dies Element ist der Saamen, das Product eines anderen Organs, des Hodens. Eierstock und Hoden sind entweder (bei den höheren Thierformen) auf verschiedene Individuen vertheilt, und dann heisst das eierstocktragende „weiblich“, das hodentragende „männlich“, — oder sie sind beide in einem einzigen Individuum vorhanden, welches dann „hermaphroditisch“ genannt wird (bei vielen niederen Thierformen). Der Zutritt des Saamens zum Ei heisst „Befruchtung“ und die Zeugung durch zu befruchtende Eier „geschlechtliche Zeugung“. Die Zeugung durch Theilung, Knospung oder unbefruchtete Eier (Parthenogenesis) heisst im Gegensatze dazu „ungeschlechtliche Zeugung“.

Unzweifelhaft ist eine Parthenogenesis bis jetzt nur bei wenigen Arten festgestellt; sie kommt hier überall nur neben geschlechtlicher Zeugung vor, und liefert stets nur Individuen eines einzigen Geschlechtes (z. B. bei den Bienen männliche, bei den Psychiden weibliche). Das bekannteste Beispiel, das der Bienen, möge hier etwas nähere Betrachtung finden: Im Bienenstocke finden sich drei Arten von Individuen: Männchen (Drohnen), zeugungsunfähige Weibchen

(Arbeiter) und ein zeugungsfähiges Weibchen (die Königin). Die Königin wird einmal im Jahre bei dem sog. „Hochzeitsfluge" von einem der sie umschwärmenden Männchen befruchtet und kehrt mit gefülltem Receptaculum seminis zurück. Sie ist jetzt im Stande, beim Legen die Eier zu befruchten oder unbefruchtet zu lassen; beides geschieht und zwar je nach der Zelle, in welche das Ei gelegt wird; in die Drohnenzellen gelangen unbefruchtete, in die Arbeiterzellen befruchtete Eier. Der Zutritt oder Nichtzutritt des Saamens hängt entweder vom Willen (Instinct) der Königin, oder von den mechanischen Verhältnissen der Zelle, in welche sie den Hinterleib eindrängt, ab. Ob die befruchteten Eier sich zum verkümmerten Weibchen (Arbeiter), oder zum ausgebildeten Weibchen (Königin) entwickeln, hängt von der Fütterung der Larve durch die Arbeiter, vielleicht auch von der Form und Grösse der Zelle ab.

Geschlechtsreife. Fruchtbarkeit.

Die Bedingungen zur Fortpflanzung treten in allen Organismen erst auf einer gewissen Stufe ihrer Entwicklung auf, meist erst, wenn das Grössenwachsthum vollendet ist, so dass der bis dahin zur Vergrösserung verwandte Ueberschuss der Einnahmen über die Ausgaben von da ab zur Production der Keimstoffe oder selbst (bei Lebendiggebärenden) zur Ernährung des sich entwikkelnden Eies verwandt wird. Bei den geschlechtlich zeugenden Thieren tritt erst um diese Zeit (Zeit der Reife, Pubertät) die vollständige Entwicklung der keimbereitenden Organe (Eierstock, Hoden) ein. Die Fortpflanzung geschieht von hier ab längere Zeit hindurch, oft bis zum Tode, meist in regelmässigen Intervallen. Sehr verschieden in der Thierreihe ist die Zahl der von einem Individuum oder einem Paare gelieferten Nachkommenschaft, — die Fruchtbarkeit. Man kann bei der quantitativen Bestimmung derselben von zwei Gesichtspuncten ausgehen. Betrachtet man die Fortpflanzung als Function des Mutterorganismus im Zusammenhang mit den übrigen, also als Ausgabe im Verhältniss zu den übrigen Ausgaben und den Einnahmen des Stoffwechsels, so kommt es darauf an, das Verhältniss zwischen dem Gewichte des Thieres und dem Gewichte des von ihm gelieferten Zeugungsmaterials in dem Zustande, in welchem es den Körper verlässt (also Eier bei eigebärenden, Jungen bei lebendiggebärenden, Saamen bei männlichen Thieren), festzustellen. Solche Bestimmungen (Leuckart) zeigen eine enorme Verschiedenheit der Zeugungsausgaben; so beträgt z. B. die jährliche Zeugungsausgabe des weiblichen Organismus beim Menschen etwa $^1/_{14}$, beim Schwein $^1/_2$, bei der Maus fast das 3fache, beim Huhn das 5fache, bei der Bienenkönigin das 110fache des Körpergewichts. Betrachtet man

dagegen die Zeugung in ihrer Beziehung zur Erhaltung der Thierart, so muss man statt der Gewichtsvergleichung die Zahl der wirklich entstehenden Nachkommenschaft bestimmen. Die Bestimmungen der ersten Art sind hierfür nicht zu verwenden, weil einmal dasselbe Gewicht an Zeugungsmaterial eine äusserst verschiedene Anzahl von Individuenanlagen bei verschiedenen Thierarten repräsentirt, und weil zweitens für die Befruchtung und Entwickelung eine grosse Anzahl von Umständen zusammentreffen muss, die nur verhältnissmässig selten vorhanden sind, so dass im Allgemeinen nur ein kleiner Bruchtheil des Zeugungsmaterials wirklich seine Bestimmung erfüllt. Die Anzahl der Nachkommenschaft lässt sich aber nur in den wenigsten Fällen direct bestimmen; da man indess annehmen darf, dass das Resultat der Fortpflanzung die Erhaltung der Thierart in einer annähernd constanten Individuenzahl ist, so folgt daraus, dass die Anzahl der Nachkommenschaft in bestimmtem Verhältnisse zur mittleren Lebensdauer der Thierart steht. Bezeichnet man letztere in Jahren mit n, die constante Individuenzahl mit a, so werden innerhalb eines Jahres $\frac{a}{n}$ neue Individuen entstehen. Auf jedes einzelne Individuum kommen also jährlich im Durchschnitt $\frac{1}{n}$ Junge. Wieviel von dieser Production auf jedes zeugende Individuum kommt, hängt hauptsächlich ab: 1. davon, ob ungeschlechtlich oder geschlechtlich, d. h. durch Concurrenz von zweien gezeugt wird, 2. von der Zahl der Zeugenden im Verhältniss zur Gesammtzahl, also von der Dauer des Zeugestadiums im Verhältniss zur Lebensdauer. Die Anzahl der producirten Keime wird nun die hieraus sich ergebenden Zahlen um so mehr im Allgemeinen übertreffen, je seltener die Bedingungen zur Befruchtung oder Entwicklung verwirklicht werden.

Geschlechtliche Zeugung.

Das Ei (Ovum, Ovulum) stellt in seiner einfachsten Gestalt eine membranhaltige, kugelige Zelle dar, deren meist fetthaltiger Inhalt Dotter (Vitellus) genannt wird. Der blasenförmige Kern der Zelle heisst Keimbläschen (Vesicula germinativa) und das Kernkörperchen Keimfleck (Macula germinativa). An vielen Eiern ist dagegen eine Membran nicht bestimmt nachzuweisen, und in den meisten Fällen findet man die Zelle mit einer ihr nicht angehörigen mannigfach gestalteten Hülle umgeben, welche, wo eine Eimembran („Dotterhaut“) vorhanden ist, als Auflagerung auf

diese betrachtet wird. Diese Hülle ist in der einfachsten Form eine structurlose, ziemlich dicke Membran, so dass sie im optischen Querschnitt als heller Ring erscheint (Zona pellucida der Säugethiere und des Menschen). Bei Fischeiern ist sie von zahllosen Porenkanälchen durchbohrt, bei einigen mit zottigen Auswüchsen besetzt, die mannigfachsten Formen endlich finden sich bei wirbellosen Thieren. Bei vielen Thieren besitzt die Hülle eine grössere, für die Befruchtung wesentliche Oeffnung, die Micropyle (REICHERT); namentlich bei zahlreichen Wirbellosen und bei Fischen, vielleicht auch bei höheren Wirbelthieren.

In vielen Fällen erhält das Ei noch accessorische Umhüllungen, die es theils von seiner Bildungsstätte im Ovarium mitnimmt (so der Discus proligerus s. unten; ferner ist das Gelbe des Vogeleies der ganze Eierstocksfollikel, während als Ovulum nur die sog. „Keimscheibe" oder der „Hahnentritt" anzusehen ist), theils auf seinem Wege durch die Ausführungsgänge erhält (so wird das Weisse und die Schaalen des Vogeleies dem Follikel erst auf seinem durch peristaltische Bewegung erfolgenden Wege durch die Tuba umgossen, daher die spiralige Windung der „Hagelschnüre" [Chalazen]; ähnlich erhält das Kaninchenei eine Eiweissumhüllung in der Tuba).

Der Saamen besteht aus mannigfach, für jede Thierart characteristisch gestalteten Körperchen, welche in einer eiweissreichen Flüssigkeit suspendirt und meist in eigenthümlicher Bewegung begriffen sind. Die Form dieser Saamenkörperchen (Zoospermien, Spermatozoen) ist bei allen Wirbelthieren und vielen Wirbellosen ähnlich, sie bestehen aus einem kugligen, ovalen oder cylindrischen (zuweilen korkzieherartig gewundenen) Körper oder Kopf und einem feinen bedeutend längeren Faden oder Schwanz, der fortwährend in peitschender Bewegung begriffen ist. Bei den Wirbellosen zeigen sich mannigfache andre, zum Theil bewegungslose Formen.

Die Befruchtung besteht in einer Berührung des Saamens mit dem Ei. Diese geschieht entweder bereits innerhalb der weiblichen Geschlechtsorgane, indem der Saamen in dieselben eingeführt wird, oder ausserhalb derselben, indem der Saamen über die bereits entleerten Eier ergossen, oder zufällig (z. B. durch das sie umspülende Wasser) ihnen zugeführt wird. Auch künstliche Befruchtung ist möglich; selbst sehr kleine Mengen Saamen scheinen zur Befruchtung zu genügen, sobald sie noch Saamenkörperchen enthalten (SPALLANZANI). Die in den erstgenannten Fällen erforderliche Vereinigung des männlichen und weiblichen Körpnrs heisst Begattung. Sie geschieht bei der Mehrzahl der Thiere zu ge-

wissen regelmässigen Zeiten, in welchen beiderseits das Zeugungsmaterial vollständig vorbereitet ist. Wie es scheint im Zusammenhang mit den Zuständen der keimbereitenden Organe erwacht zu dieser Zeit (Brunstzeit) in beiden Geschlechtern der Trieb zur Begattung, der „Geschlechtstrieb". Wahrscheinlich ist bei allen Thieren der Act der Begattung mit wollüstigen Empfindungen verbunden.

Das Wesen der Befruchtung ist noch nicht aufgeklärt. Höchst wahrscheinlich ist überall zur Befruchtung das Eindringen eines oder mehrerer Zoospermien in das Innere des Eies erforderlich. Wenigstens hat man an den befruchteten Eiern der verschiedensten Thierarten Zoospermien im Eiinhalt bemerkt. Das Eindringen geschieht, wo eine Micropyle vorhanden ist, vermuthlich durch diese, sonst vielleicht durch actives Einbohren in die Eikapsel; von Beidem sind Andeutungen beobachtet worden. Bald nach der Berührung oder dem Eindringen des Saamens beginnt, auf unerklärliche Weise veranlasst oder wenigstens gefördert, die Entwicklung des Eies zum Embryo. Die eingedrungenen Saamenfäden verschwinden nach kurzer Zeit; über ihre Veränderungen ist nichts Sicheres beobachtet.

Entwicklung des befruchteten Eies.

Die Entwicklung des Eies beginnt in allen Fällen mit einer Bildung zahlreicher Zellen, durch fortschreitende Theilung der Eizelle, oder wenigstens (s. unten) einer im Ei auftretenden Zelle, — der sog. „Furchungsprocess". Aus den gebildeten Zellen entstehen die Organe des Embryo in so mannigfacher Weise, dass allgemein für alle Thiere geltende Principien sich nicht aufstellen lassen. In gewissen Thierclassen nimmt nicht der ganz Dotter an der Furchung Theil, sondern nur eine kleine, das Keimbläschen enthaltende Partie desselben (partielle Furchung); man unterscheidet in diesen Fällen den sich furchenden Dottertheil als „Bildungsdotter" von dem Reste, welcher wie es scheint nur chemisch durch seinen Gehalt an Ernährungsmaterial, das allmählich in den Embryo hinüberwandert, bei der Embryobildung betheiligt ist, dem „Nahrungsdotter"; eine solche Trennung ist bei den Eiern der Fische nothwendig. Fälschlich wird auch bei den Eiern der Vögel und beschuppten Amphibien ein nicht an der Furchung theilnehmender, hier aber zelliger, Nahrungsdotter von Einigen angenommen; die so bezeichnete Substanz (beim Vo-

gelei das ganze Eigelb bis auf die Keimscheibe) gehört nicht zum Ei, sondern ist der Inhalt des Ovarialfollikels (s. p. 370).

Die Entwicklung des Eies geschieht in den meisten Fällen ausserhalb des mütterlichen Organismus, in den verschiedensten dazu geeigneten Localitäten. In den meisten Fällen ist eine gewisse Temperatur für die Entwicklung erforderlich, welche theils durch die zum Legen gewählte Localität gegeben ist, theils durch Benutzung der Sonnenwärme erreicht wird, theils endlich von den elterlichen Organismen von ihrer Körpertemperatur abgegeben wird, indem sie mit ihrem Körper die Eier bedecken („Brütung"); sie kann auch künstlich ersetzt werden („künstliche Brütung"). Die zweite Bedingung der Entwicklung ist der Zutritt von Sauerstoff. In dem sich entwickelnden Eie finden ebenso wie im entwickelten Organismus Oxydationsprocesse Statt, welche Sauerstoff verzehren und Kohlensäure liefern. Der Verkehr der Gase mit der Atmosphäre oder dem gashaltigen Wasser geschieht durch die porösen Eihüllen hindurch. — In vielen Fällen (innerer Befruchtung) geschieht die Eientwicklung innerhalb des mütterlichen Organismus, in einer Erweiterung der ausführenden Geschlechtsorgane, dem Uterus (z. B. bei den Säugethieren und beim Menschen). Die beiden Bedingungen der Entwicklung sind hier in sehr vollkommner Weise verwirklicht; die Temperatur wird durch den Aufenthalt in dem constant temperirten mütterlichen Körper erhalten; die Athmung geschieht durch das sehr früh entwickelte Gefässsystem des Embryo, welches an einer der Uteruswand anliegenden Stelle des Eies ein Capillarsystem bildet, dessen Wände mit denen der ebendaselbst stark entwickelten mütterlichen Capillaren in unmittelbarer Berührung sind. Es geschieht also hier, in der „Placenta", ein Uebertritt von Sauerstoff aus dem Blute der Mutter in das des Embryo, und von Kohlensäure auf umgekehrtem Wege. Dasselbe Organ vermittelt auch den Uebertritt von Nahrungsstoffen aus dem mütterlichen in den embryonalen Organismus. Ist die Entwicklung bis zu einem gewissen Grade gediehen, so wird das Ei durch die äussere Geschlechtsöffnung entleert; dieser Vorgang heisst die Geburt.

Modificationen der Entwicklung.

Die Ausbildung des Eies zum vollkommnen, dem erzeugenden ähnlichen Organismus geschieht nicht immer in ununterbrochener Entwicklung. In gewissen Thierclassen bleibt die Entwicklung

auf bestimmten Stufen längere Zeit stehen; auf diesen Entwicklungsstufen zeigt der Organismus häufig ganz ähnliche Functionen wie der entwickelte, willkürliche Bewegung, Nahrungsaufnahme und Verdauung etc.; man nennt diesen Zustand den „Larvenzustand"; das bekannteste Beispiel bieten die Larvenzustände bei der Entwicklung („Metamorphose") der Insecten. Selbst Zeugung kommt in solchen Larvenzuständen vor, und zwar Theilung oder Knospung; in diesem Falle nennt man den Vorgang „Generationswechsel". Da die Larven meist eine von dem fertigen Organismus völlig verschiedene Form haben und ihr Leben sich von dem eines ausgebildeten Thieres nicht unterscheidet, so sind zahlreiche Larven als besondere Thierarten beschrieben worden, ehe man ihre Entstehung und weitere Entwicklung kannte. Namentlich in den Fällen des Generationswechsels sind die Larven (hier auch „Ammen" genannt), da die Functionen eines fertigen Thieres selbst mit Einschluss der Vermehrung bei ihnen vorkommen, und ihre Form meist ausserordentlich von der Endform abweicht, lange Zeit für besondere Thierformen, ja für Thiere ganz verschiedener Klassen oder Ordnungen gehalten worden.

Als Beispiele der einfachsten Form des Generationswechsels können die Blattläuse angeführt werden; bei ihnen gehen im Frühjahr aus befruchteten Eiern ungeschlechtliche Junge hervor, welche gleichbeschaffene Jungen lebendig gebären; dies wird mehrere Generationen hindurch fortgesetzt, bis endlich im Spätherbst die Jungen theils männlich theils weiblich geboren werden, sich begatten und überwinternde befruchtete Eier produciren; im Frühjahr beginnt wieder derselbe Cyclus. Die lebendiggebärenden Generationen können nicht etwa als parthenogenetische Weibchen (p. 377) betrachtet werden, weil sie nie sich in die eierlegenden Weibchen der Endgeneration umwandeln können (Leuckart). — Ein complicirteres Beispiel bieten die Eingeweidewürmer aus der Abtheilung der Cestoden, z. B. der Bandwurm, Taenia solium. Der im Darme des Menschen lebende Bandwurm besteht aus einem Kopf mit Saugnäpfen und Hakenkränzen und einer Kette von Gliedern, welche zunächst dem Kopfe am kleinsten sind, und von hier aus an Länge und Breite zunehmen. Die kleinsten sind die jüngsten, und entstehen fortwährend neu durch Abschnürung vom sogenannten Halse (Knospung). Jedes Glied ist als Individuum zu betrachten und enthält männliche und weibliche Geschlechtsorgane, von den jüngsten an in fortschreitender Ausbildung. Zwischen den einzelnen Gliedern finden nun Begattungen statt, so dass die ältesten (letzten) stets befruchtete und schon in Entwicklung begriffene Eier enthalten. Diese Glieder („Proglottiden") werden von Zeit zu Zeit abgestossen und mit dem Kothe entleert. Vermuthlich können nun die Eier, wenn sie direct wieder in einen menschlichen Darm gelangen, sich wieder zu Bandwurmköpfen entwickeln und neue Glieder bilden; dies wäre ein Wechsel zwischen zwei Generationen, eine durch Knospung und eine geschlechtlich (hermaphroditisch) sich vermehrend. Der gewöhnliche Vorgang ist aber der, dass die

Eier in einem der zahlreichen Thiere, in welche sie mit der Nahrung hineingelangen, und zwar stets vorzugsweise in einer bestimmten Thierart, die Taenia solium z. B. im Schwein, sich entwickeln. Hier bohrt sich der mit Haken versehene Embryo einen Weg in bestimmte zu seinem Aufenthalt geeignete Theile (Leber, Gehirn, Muskeln, etc., die Taenia solium z. B. beim Schwein in das Unterhautzellgewebe; — möglicherweise wird ein Theil des Weges durch Eindringen in das Blut, Embolie und Wiederfreiwerden zurückgelegt), und entwickelt dort einen blasenförmigen Anhang (Cyste), in den er sich hineinstülpen kann. So entsteht aus der Taenia solium der Cysticercus cellulosae („Finne") des Schweins, welcher mit dem Schweinefleisch wieder in den Menschendarm gelangt, seine Blase (durch Verdauung) verliert und Glieder ansetzt. Bei andern, z. B. beim Echinococcus des Menschen etc. (in Leber, Nieren, etc., herstammend von der Taenia Echinococcus des Hundedarms) entstehen in einer aus dem Embryo sich entwickelnden kopflosen Blase („Acephalocyst") viele kleine Cysten mit Taenienköpfen, und häufig in diesen wieder neue Generationen. Hier wechseln also mit der geschlechtlichen Zeugung zwei verschiedene Arten ungeschlechtlicher Zeugung ab, die eine welche durch mehrere Generationen hindurchgehen kann, durch Knospung von der Embryoblase, die zweite durch Knospung vom Taenienkopfe.

B. ZEUGUNG BEIM MENSCHEN.

Die Fortpflanzung des Menschen geschieht durch geschlechtliche Zeugung mit innerer Befruchtung und intrauteriner Entwicklung. Die Geburt tritt etwa 280 Tage nach der Befruchtung ein. Gewöhnlich wird nur ein Ei, selten zwei, noch seltener drei und mehr auf einmal entwickelt.

Die Geschlechtsreife („Pubertät") tritt beim Menschen etwa im 14.—18. Jahre allmählich ein, beim Weibe etwas früher als beim Manne, ferner früher in heissen Klimaten, als in kalten. Ausser der Entwicklung der Geschlechtsorgane (und ihrer Umgebung, z. B. der Schaamhaare) und den damit zusammenhängenden Functionen (Menstruation beim Weibe, Saamenergiessungen beim Manne) zeigen sich in dieser Zeit auch mannigfache andre körperliche Veränderungen, so die Entwicklung der Brustdrüsen, des Panniculus adiposus beim Weibe, Stimmwechsel (p. 227), Bartentwicklung beim Manne. Zugleich treten auch gewisse psychische Veränderungen ein und es entwickelt sich der Geschlechtstrieb.

Die Zeugungsfähigkeit dauert beim Weibe etwa bis zum 45.—50. Lebensjahre; beim Manne ist noch keine bestimmte Grenze nachgewiesen. Beim Weibe ist auch das Aufhören der Zeugungsfähigkeit (und der Menstruation, — die „Involution") mit gewissen Körperveränderungen, namentlich der Geschlechtstheile

verbunden, bei denen aber das Krankhafte vom Normalen noch nicht genügend gesondert ist.

Bereitung der Eier.

Das menschliche Ovulum ist eine Kugel von 0,18—0,2mm Durchmesser. Die äussere Hülle ist eine ziemlich dicke, helle, structurlose Membran, welche als heller Ring („Zona pellucida") erscheint. Eine unter ihr liegende Dottermembran (s. p. 369) ist nicht nachgewiesen. Der Dotter ist zähe und körnig; in ihm, meist excentrisch, zeigt sich das Keimbläschen als helle Blase mit dem dunklen Keimfleck. Eine „Micropyle" (p. 370) ist nicht nachweisbar.

Die Bildung des Eis geschieht in den („Graaf'schen") Follikeln des Eierstocks, kugligen Blasen, welche im reifen Zustande etwa die Grösse einer Erbse haben, und in das Stroma des Ovariums eingebettet sind. Ihre Hülle besteht aus einer gefässhaltigen, bindegewebigen, geschichteten Kapsel, welche innen von einem mehrschichtigen Epithel (Membrana granulosa, auch germinativa) ausgekleidet ist. Letzteres ist an einer Stelle zu einem Zellenhaufen (Cumulus s. discus proligerus) gewuchert, in welchen das Ovulum eingebettet ist. Der Hohlraum des Follikels ist von einer gelblichen eiweisshaltigen Flüssigkeit erfüllt.

Die Entwicklung der Ovula und der Follikel geschieht bei den Säugethieren (und beim Menschen) nach den neuesten Untersuchungen (Pflüger) höchst wahrscheinlich folgendermaassen: Das den Eierstock überziehende Peritonealepithel sendet stellenweise Fortsätze in das Ovarium hinein, welche später hohl werden und dann cylindrische, im Ovarium verästelte, blind endigende Schläuche darstellen; man kann diese als Drüsenschläuche betrachten, ebenso wie das Peritoneum und die serösen Häute überhaupt die einfachste Form einer Drüse darstellen (s. p. 87). Während nun die Epithelzellen die Wand des Schlauches auskleiden, bleibt in dem peripherischen Ende desselben, dem sog. „Keimfach", ein Theil der Zellen im Lumen liegen, welche sich durch schnelles Wachsthum ihres Kerns (Keimbläschen) bedeutend vergrössern, die sog. „Ureier". Unter eigenthümlichen Bewegungen des Protoplasma erfolgt dann in den Ureiern eine Theilung des Keimbläschens, wobei sich in der einen Hälfte ein neuer Keimfleck bildet. Diese Theilungen schreiten immer weiter vor, so dass schliesslich eine Reihe von Keimbläschen in einer gemeinsamen lang ausgezogenen Zelle liegen (Eikette); endlich erfolgt zwischen je zwei Bläschen eine Abschnürung des Zelleninhalts, so dass eine Reihe von Eiern, die stellenweise noch durch gemeinsame Membran zusammenhängen, die Axe des Schlauches bilden. Schliesslich entsteht dann an jeder Schlauchstelle, in welcher ein Ei liegt, eine Erweiterung, die Anlage des Follikels, und endlich wird die „Follikelkette" durch Abschnürung der bis dahin gemeinsamen Schlauchmembran zu einer Reihe getrennter Graaf'scher Follikel,

deren jeder ein Ei, zuweilen mehrere, enthält. — Endlich entsteht (SCHRÖN) an einer Stelle in dem Zellenlager des Follikels eine mit Flüssigkeit erfüllte Höhle, welche ringsum vorschreitet und das Zellenlager in eine der Follikelwand anliegende und eine das Ei umgebende Schicht theilt; nur an einer Stelle bleiben beide im Zusammenhang. Durch Vermehrung der Flüssigkeit wird nunmehr das Ei wandständig, seine Zellenumgebung bildet den Cumulus proligerus, und die der Follikelwand anliegende Zellenlage die Membrana granulosa. — Die Epithelzellen des Follikels, welche sich leicht vom Ei trennen lassen, hängen häufig an einer Stelle fest mit diesem zusammen; hier findet man dann eine Zelle mit einer andern innerhalb der Zona oder in dieser selbst liegenden verbunden, durch einen Fortsatz, welcher die Zona durchbohrt. Dies Verhalten kann zur Erklärung des Entstehens einer Micropyle dienen (PFLÜGER). — Aus dem hier Gesagten ergiebt sich, dass die Follikel nichts sind als abgeschnürte Fortsätze des Peritonealsacks, ihr Epithel ein Fortsatz des Peritonealepithels, und das Ei eine umgewandelte Peritonealzelle, — endlich dass der Eierstock in seiner Anlage eine tubulöse Drüse ist, ganz wie sein Analogon — der Hoden.

Von den Follikeln des Ovarium gelangen in bestimmten Intervallen einer oder mehrere „zur Reife"; d. h. ihre Grösse und Wandspannung nimmt durch Vermehrung des flüssigen Inhalts so bedeutend zu, dass sie platzen; da die reifenden Follikel jedesmal sich der Oberfläche des Ovariums nähern, und vor dem Bersten unmittelbar unter der Bindegewebshülle desselben liegen, so gelangt der ausfliessende Inhalt sammt dem in die Zellen des Cumulus proligerus gehüllten Ei unmittelbar in die Bauchhöhle. Dadurch aber dass sich vor dem Bersten die ausgefranzte Mündung der Tuba an die Ovarialoberfläche so anlegt, dass sie kelchartig die Stelle des Follikels umfasst, gelangt das Ei (mit seltenen Ausnahmen, die dann zur Bauchschwangerschaft führen können) in den Canal der Tuba, und wird durch dessen nach aussen gerichtete Flimmerbewegung in den Uterus getrieben. Der Vorgang der Eilösung ist mit einer capillaren Blutung der Uterinschleimhaut verbunden, welche als Menstruation (Regel, monatliche Reinigung) bekannt ist. Die Eilösung geschieht beim Weibe während des Geschlechtslebens, mit Ausnahme der Schwangerschaft und Säugezeit, alle 28 Tage; fast stets wird Ein Ovulum, seltener zwei oder mehr auf einmal entleert; — die Blutung hält meist mehrere Tage an. Bei Säugethieren geschieht die Eilösung (Brunst) seltener (1 oder mehreremal jährlich), und hier werden gewöhnlicher mehrere Ovula in kurzer Zeit entleert; auch hier ist ein Blutabgang aus den Genitalien vorhanden. — Die geplatzte und entleerte Follikelwand, welche meist einen bei der Zerreissung hineingelangten Bluttropfen einschliesst, verändert sich in eigenthümlicher Weise.

Die Zellen der Membrana germinativa wuchern zuerst und füllen sich mit einem gelben Fette an, während die Kapsel selbst immer weniger von dem Stroma des Ovarium zu unterscheiden ist. So entsteht das sog. „Corpus luteum", welches wiederum immer mehr in das Innere des Ovariums hineinrückt. Nachdem es eine gewisse Grösse erreicht hat (meist schon vor dem Eintritt der nächsten Menstruation; denn man findet meist nur Einen gelben Körper im Ovarium), schrumpft es zu einer bald unkenntlichen, zuweilen Pigmentkrystalle (von dem Bluttropfen herrührend) enthaltenden Narbe zusammen. Auch an der Rissstelle der Ovarialhülle bleibt eine Narbe zurück, so dass die ursprünglich glatte Oberfläche mehr und mehr uneben wird. — Während der Schwangerschaft wird das zuletzt entstandene Corpus luteum zu einer viel bedeutenderen Grösse entwickelt, so dass man vor der Erkenntniss der periodischen Eilösung jene allein als „corpora lutea vera" bezeichnete. — Das bei der Menstruation entleerte Blut ist mit Uterinschleim, besonders mit Epithelzellen und Schleimkörperchen vermengt; wahrscheinlich rührt daher seine grössere Alkalescenz und seine Unfähigkeit zu gerinnen.

Die Vorgänge bei der Menstruation sind noch in vieler Beziehung dunkel; namentlich ist die Ursache der periodischen Follikelreifung, ihr Zusammenhang mit der Uterinblutung, der eigenthümliche Weg der Follikel im Ovarium vor und nach der Berstung, besonders aber die Anlegung des Tubenendes noch nicht hinreichend aufgeklärt. — Die Entdeckung von eigenthümlich gelagerten glatten Muskelfasern in der den Uterus, die Tuben und die Ovarien tragenden Peritonealfalte (Rouget) scheint die Erklärung für die Mehrzahl dieser Erscheinungen anzudeuten. Es sollen dieselben erstens die Anlegung der Tubenmündung an das Ovarium, und zweitens durch Compression der Venenstämme eine Blutstauung in den Geschlechtsorganen bewirken; die Folge derselben soll eine Art Erection in den den Corpora cavernosa (s. unten) ähnlich gebauten Gefässen sein, welche im Uterus zur Hämorrhagie, im Ovarium aber zur Vermehrung des Inhalts eines Follikels durch Transsudation und schliesslich zum Bersten desselben führt. Eine Bestätigung dieser Angaben ist bis jetzt nicht erfolgt.

Von den weiteren Veränderungen der gelösten Ovula wird erst weiter unten, bei der Befruchtung, die Rede sein.

Bereitung des Saamens.

Der menschliche Saamen, in dem Zustande in welchem er entleert wird, ist eine sehr zähe, klebrige, weissliche, alkalische Flüssigkeit von eigenthümlichem Geruche, welche an der Luft dünnflüssiger wird. Sie ist ein Gemisch aus den Secreten der in die ausführenden Wege mündenden Drüsen mit dem ursprünglichen

Hodensecret, welches alkalisch oder neutral und geruchlos ist und leichter eintrocknet. — Der Saamen enthält in grosser Zahl die etwa $0{,}05^{mm}$ langen Zoospermien mit mandelförmigem Körper und nach dem Ende zu immer feiner werdendem Schwanze. Die Bewegungen derselben sind pendelnde oder wellenförmige Schwingungen des Schwanzes, durch welche der Körper mit einer Geschwindigkeit von etwa $0{,}05$—$0{,}15^{mm}$ in der Secunde in grader Richtung vorwärts getrieben wird, bis ein Widerstand die Richtung ändert. Die Bewegung ist am schnellsten im eben entleerten Saamen, sehr langsam oder auch ganz fehlend im Saamen des Hodens. Ihre Dauer hängt von sehr vielen Umständen ab; im Allgemeinen von ähnlichen wie die Flimmerbewegung (p. 204). Am längsten erhält sie sich in Flüssigkeiten, deren Concentration der des Saamens gleich ist oder nahesteht, namentlich lebhaft in den Secreten der Saamenausführungswege (Prostatasaft, COWPER'sches Secret, etc.), wahrscheinlich auch in denen der weiblichen Genitalien; in sehr verdünnten Flüssigkeiten hört sie bald auf, in Wasser, Speichel sogleich. Unabhängig vom Concentrationsgrade heben sie auf: Metallsalze, Mineralsäuren, alkoholische und ätherische Substanzen, u. s. w. Dagegen wirken die caustischen Alkalien erregend. Die Ursache der Bewegung ist gänzlich unbekannt; ähnliche, Nichts erklärende Hypothesen wie die bei der Flimmerbewegung erwähnte können um so mehr übergangen werden, als grade jetzt die Bewegungen microscopischer Gebilde mehr studirt werden.

Die Bildung des Saamens geschieht in den Hoden so, dass die Zellen der Hodenkanälchen die Saamenfäden liefern. Die Angaben über die Bildung der letzteren beim Menschen sind noch nicht sicher. Höchst wahrscheinlich entstehen mehrere oder viele Saamenfäden in Einer Zelle, und zwar aus kernartigen (von dem eigentlichen Zellkern aber beim Frosche wohl zu unterscheidenden) ovalen Bläschen, deren jedes an einem Ende zum Schwanze des Saamenfadens auswächst; zuletzt zerfällt die Zelle, wobei die Saamenfäden frei werden; zuweilen sind an ihnen Fragmente der Zelle zu erkennen (KÖLLIKER). Die saamenbildenden Zellen aber entstehen durch Theilung aus den in der Axe der Hodenkanälchen liegenden Drüsenzellen. Die Flüssigkeit des Saamens entsteht durch unbekannte Secretionsvorgänge der Hodenkanälchen; möglicherweise entstehen die specifischen Bestandtheile aus denselben Zellen, welche die Saamenfäden liefern. Die Saamenfäden der Hodenkanälchen zeigen keine oder nur schwache Bewegungen. Die Saamenbildung geschieht wie es scheint continuirlich.

Der gebildete Saamen gelangt, nachdem er das schwammige Höhlensystem des Corpus Highmori und die Kanäle des Nebenhodens passirt hat, durch das Vas deferens in die Saamenblasen, in welchen er sich ansammelt. Auf diesem Wege mischt er sich mit

dem Secret der namentlich am unteren Ende zu traubigen Drüsen ausgestülpten Schleimhaut des Vas deferens und mit dem der Saamenblasen.

Die Entleerung des Saamens geschieht entweder spontan, in Verbindung mit wollüstiger psychischer Aufregung („Pollutiones nocturnae“), oder reflectorisch durch Reizungen des Penis, bei der Begattung. Stets muss im normalen Zustande eine Erection des Penis vorangehen, d. h. eine strotzende Blutanfüllung der drei Corpora cavernosa, wodurch der Penis verlängert und zu einer abgerundet prismatischen Form gesteift wird; zugleich richtet er sich in die Höhe (wegen der Kürze des Aufhängebandes) und nimmt eine leichte nach der Bauchseite concave Krümmung an. Das Wesen der Erection ist noch nicht hinreichend aufgeklärt. Die Corpora cavernosa bilden ein communicirendes Höhlensystem, in welches die feinsten Verzweigungen der in den Septis verlaufenden Arterien einmünden, und aus welchem die Venen hervorgehen. Da die Septa glatte Muskelfasern enthalten, also das Lumen der Corpora cavernosa activ verändern können, so sind ausser der Möglichkeit einer Compression der abführenden Venenstämme zwei Erklärungen für die Erection möglich, nämlich: 1. eine Hemmung des Blutabflusses durch partielle Contractionen der glatten Muskelfasern; 2. ein vermehrter Zufluss durch Nachlass einer im Ruhezustande vorhandenen tonischen Contraction (Kölliker). Eine endgültige Entscheidung fehlt noch, da über Nerveneinflüsse auf die Erection keine Erfahrungen vorliegen, ausser der, dass beim Pferde nach Durchschneidung der Nervi dorsales penis keine Erection mehr eintritt (Hausmann und Guenther), und dass Reizung einiger Fäden, die beim Hunde vom Plexus ischiadicus zum Plex. hypogastricus gehen („Nn. erigentes“) Erection bewirkt (Eckhard); die peripherische Endigung derselben ist aber unbekannt. Neuerdings wird eine Compression der abführenden Venen neben der Erweiterung der cavernösen Räume angenommen: a. durch den M. transversus perinaei, durch den die Vv. profundae hindurchtreten (Henle), b. durch trabeculare, aus glatten Muskelfasern bestehende Vorsprünge in den Venen des Plex. Santorini (Langer), c. dadurch dass die Vv. profundae durch die Corpora cavernosa selbst hindurchtreten (Langer).

Die zu den Corpora cavernosa führenden Arterien (Arteriae helicinae) haben einen stark gewundenen Verlauf, wodurch eine starke Volumszunahme des Penis ohne Zerrung der Arterien möglich wird.

Begattung.

Die Erection tritt bei jeder Aufregung des Geschlechtstriebes ein, und ist die Einleitung zur Saamenentleerung. Letztere geschieht indess erst nach einer mechanischen Reizung des erigirten Penis, wie sie bei der Begattung durch die Reibung desselben an den unebenen Wandungen der Scheide bewerkstelligt wird. Sie tritt also als Reflexbewegung ein.

Die Entleerung des Saamens aus den Saamenbehältern in die Harnröhre geschieht wahrscheinlich durch peristaltische Contractionen der Saamenleiter und Saamenblasen, die Entleerung aus der Harnröhre aber durch rhythmische Contractionen der Mm. bulbo- und ischiocavernosi. Der Weg zur Blase ist durch die Erection des Caput gallinaginis abgeschnitten, welche zugleich die Harnentleerung während der Erection verhindert. Dem sich entleerenden Saamen mischt sich das Secret der Prostata und der COWPER'schen Drüsen bei (s. oben). Auch in den weiblichen Geschlechtsorganen treten durch die sensiblen Reize beim Coitus gewisse Reflexbewegungen ein, welche wahrscheinlich hauptsächlich die Aufnahme des Saamens in die inneren Genitalien befördern. Als solche werden angegeben: eine senkrechtere Aufstellung des Uterus (vielleicht durch Erection desselben, — ROUGET) und vermuthungsweise peristaltische Bewegungen des Uterus und der Tuben, nach dem Ovarium gerichtet, welche bei Thieren wenigstens beobachtet sind. Diese würden erklären, wie ein Theil des Saamens trotz der entgegengesetzt gerichteten Flimmerbewegung zum Ovarium geleitet wird, ein Vorgang, für welchen die regellose Bewegung der Zoospermien nicht verwerthet werden kann. Nach der Ejaculation hört die Erection und die psychische und physische Aufregung sehr schnell auf, beim Manne früher als beim Weibe; bei beiden Geschlechtern folgt eine dauernde Ermattung nach.

Befruchtung.

Der Ort der Berührung zwischen Ovulum und Saamen ist noch nicht sicher festgestellt, höchst wahrscheinlich geschieht sie stets auf dem Ovarium selbst oder in der Nähe desselben in den Tuben; denn man findet häufig bei Säugethieren nach der Begattung die Oberfläche der Ovarien mit Saamenfäden bedeckt (BISCHOFF); hierdurch sind auch die zuweilen vorkommenden Ovarial- und Abdominalschwangerschaften zu erklären. Eng hängt hiermit die Frage zusammen, ob mit der Begattung eine Eilösung

ähnlich der menstrualen verbunden ist, oder ob bei fruchtbaren Begattungen nur die durch die Menstruation vorher oder später gelösten Ovula befruchtet werden. Für das letztere spricht die Analogie mit den Säugethieren, die nur zur Brunstzeit befruchtet werden können. Da nun das menschliche Weib zu jeder Zeit befruchtet werden kann, so muss man, wenn die Begattung nicht direct eine Eilösung bewirken kann, annehmen, dass entweder das noch vorhandene und befruchtungsfähige Ovulum der letzten Menstruation befruchtet wird, oder dass der Saamen sich bis zur nächsten Eilösung befruchtungsfähig in den weiblichen Genitalien, vielleicht auf dem Ovarium erhält. Eine Entscheidung ist noch nicht möglich.

Ueber den Vorgang der Befruchtung und ebenso über die ersten Stadien der Entwicklung existiren beim Menschen keine directen Beobachtungen. Man ist daher hier auf die Analogie der Säugethiere angewiesen, welche bei der folgenden Darstellung der Entwicklungsvorgänge fast durchweg benutzt ist. Die jüngsten durch Fehlgeburten oder durch den Tod der Mutter erhaltenen befruchteten menschlicher Eier sind aus ziemlich späten Stadien der Entwicklung.

Das befruchtete Ei gelangt höchstwahrscheinlich durch die Flimmerbewegung der Tubenschleimhaut in den Uterus, an dessen Schleimhaut es sich festsetzt. Man findet es regelmässig von der Uterusschleimhaut überwachsen. Vermuthlich geschieht dieser Vorgang so, dass die umgebenden Partien der Schleimhaut durch starke Wucherung über das Ei hinüberwachsen und dieser hinübergewachsene Theil (Decidua reflexa) sich mit dem Ei vergrössert. Nach einer anderen Ansicht gelangt das Ei hinter die Uterinschleimhaut (Decidua vera), (nach FUNKE, indem es in eine Uterindrüse, wie es beim Meerschweinchen wirklich nachgewiesen ist, sich einsenkt, und deren Grund durchbohrt), und stülpt diese als Decidua reflexa vor sich her. Später, nach der Ausbildung der embryonalen Gefässe findet eine innige Verbindung derselben mit den mütterlichen der Uterinschleimhaut statt (Placenta). — Die starke Entwicklung Eines Corpus luteum (verum, s. p. 377) während der Schwangerschaft spricht dafür, dass die periodische Eilösung während derselben unterbrochen ist. Die Unterbrechung dauert während der Säugezeit fort, wie das Fehlen der Menstruation und noch sicherer der Mangel frischer Corpora lutea während des Säugens beweist.

C. EIENTWICKLUNG BEIM MENSCHEN.

Furchung.

Der erste Vorgang der Eientwicklung ist die Furchung (p. 371). Sie beginnt bei Säugethieren schon wenige Stunden nach dem Contact des Saamens mit dem Ei (resp. dem Eindringen der Saamenfäden in den Dotter), so dass das Ei erst auf einer späteren Entwicklungsstufe in den Uterus gelangt. So zweifellos das Wesen der Furchung ist, so verschieden sind die Ansichten über den specielleren Vorgang. Unzweifelhaft besteht die Furchung in einer fortschreitenden Zelltheilung, bei welcher jede kuglige Zelle in zwei Halbkugeln zerfällt. Zweifelhaft ist jedoch erstens die Entstehung der ersten Zelle und zweitens der Modus der Zelltheilung. Die Furchung beginnt nämlich mit einem Zurückweichen des Dotters von der Zona pellucida und dem Verschwinden des Keimbläschens, statt dessen sehr bald ein ebenfalls bläschenförmiger, neuer Zellkern auftritt. Diejenigen, welche das Dasein einer Dottermembran annehmen, behaupten, dass diese sich mit von der Zona abhebe, so dass die erste Furchungszelle, und mit ihr alle folgenden, von einer Zellmembran umgeben ist. Andre dagegen welche die Dotterhaut leugnen, erklären die erste und die folgenden Dotterzellen für membranlos. Die Furchung selbst erklären die letzteren für einen Zerfall der membranlosen Dotterkugeln, in welchen vorher eine Kerntheilung oder ein Verschwinden des alten Kerns und Auftreten zweier neuen erfolgt ist. Die Theilung der membranhaltigen Zellen wird verschieden angegeben: in der Zelle zerfällt der Inhalt in zwei Portionen um welche sich neue Membranen bilden; die so vorgebildeten Tochterzellen werden durch Schwinden der Mutterzellenbran frei und erhalten erst dann ihren Kern (Reichert); — oder: die Membran der Mutterzelle furcht sich längs des Aequators ein und indem die Einfurchung zur Durchfurchung führt, zerfällt die Zelle (Remak). — Die Furchung schreitet sehr schnell vorwärts (Dauer beim Menschen unbekannt, beim Kaninchen einige Tage, beim Hunde über 8 Tage), und liefert zuletzt eine grosse Menge kleiner kugeliger, stark lichtbrechender Zellen, welche zusammen ein maulbeerförmiges Aussehen haben.

Während der Furchung verliert das Ei in der Tuba den Discus proligerus (p. 376) und giebt sich entweder wie das Kaninchenei (p. 370) mit accessorischen Hüllen, oder die Zona erhält später im Uterus (z. B. beim Menschen) die erste Anlage feiner radial gestellter Zotten, welche sich verzweigen und eine dichte

zottige Hülle um das Ei bilden; die Zona erhält dann den Namen Chorion (frondosum).

Anlage des Embryo.

Die Verwendung der durch die Furchung entstandenen Zellen zum Aufbau des Embryo beginnt mit einer Anlagerung des grössten Theils derselben an die Zona zur Bildung einer geschlossenen Membran, Keimblase (Umhüllungshaut, REICHERT). An einer Stelle derselben bildet sich eine grössere Anhäufung von Zellen, welche direct zur Bildung des Embryo bestimmt ist, der Fruchthof. Die durch jene Anlagerung sowie durch die Vergrösserung des Eies gebildete Höhle ist mit Flüssigkeit erfüllt, oder enthält bei den Eiern mit Nahrungsdotter (p. 371) den letzteren.

Zum Verständniss der Embryonalentwicklung ist eine von der gewöhnlichen descriptiv-anatomischen etwas abweichende Betrachtung des ausgebildeten Körpers erforderlich. Denkt man sich ein Säugethier mit kurzem, geradgestreckten Darm, und sieht man zunächst von allen drüsigen Eingeweiden gänzlich ab, so lässt sich der Körper als ein Rohr betrachten, dessen Lumen das Darmlumen ist, und dessen Wand aus vielen concentrischen Schichten zusammengesetzt ist, nämlich von innen nach aussen: Darmschleimhaut, Darmmuskelhaut, Darmserosa, Rumpfserosa (parietales Blatt des Peritoneum), Rumpfmuskel- und Knochenschicht, Rumpfhaut. Alle diese Schichten sind mit einander verwachsen; nur zwischen Darm- und Rumpfserosa (visceralem und parietalem Peritonealblatt) existirt, bis auf das in der hinteren Medianlinie befindliche Mesenterium, keine Verwachsung, sondern eine Höhle, die Pleuroperitonealhöhle, welche aber leer ist, deren Wände also stets sich vollständig berühren. Das Rohr besitzt eine vollkommne bilaterale Symmetrie. Die Extremitäten, welche kein Lumen haben, können als massive Auswüchse der äusseren Rohrwandung betrachtet werden.

Die embryonale Entstehung dieses Rohres ist nun im Ganzen folgende: Die Wand entsteht als eine anfangs platte Verdickung der zuerst gebildeten, das ganze Ei umfassenden Keimblase, — der Fruchthof; diese verdickte Stelle spaltet sich nach und nach in die verschiedenen, den Wandschichten entsprechenden Blätter. Das Lumen aber (Darmlumen, s. oben) ist ein Theil des Lumens der Keimblase, welcher sich dadurch von dem Reste absondert, dass der verdickte, zur Embryonalwand werdende Theil der Keimblase von dem Reste („dem peripherischen Theile") derselben in



Form eines länglichen Rohres sich abschnürt. Der abgeschnürte Rest der Keimblase heisst dann Nabelblase (bei den Eiern mit Nahrungsdotter, vgl. oben: Dottersack) und die durch die fortschreitende Abschnürung immer enger werdende und zuletzt sich kanalförmig ausziehende Communicationsöffnung zwischen dem Lumen des Embryo (Darmlumen) und dem der Nabelblase heisst Nabelgang oder Ductus omphalo-entericus. Die zuletzt ringförmig werdende Abschnürungsfalte selbst aber ist der Nabel; da die Verdickung und selbst die Schichtspaltung der Keimblase sich nicht auf das sich abschnürende Stück beschränkt, sondern über die Abschnürungsfalte fort sich eine Strecke weit in den peripherischen Theil der Keimblase fortsetzt, so besteht auch die Nabelwand aus mehreren den Embryonalschichten entsprechenden Schichten.

Die Schichtbildungen in dem Fruchthof oder der Embryonalwand, welche zum grössten Theil schon vor dem Beginn der Abschnürung erfolgen, werden verschieden angegeben. Es soll hier nur Eine Ansicht (die REMAK'sche) durchgeführt, die übrigen aber nachträglich berücksichtigt werden. Es bilden sich drei Schichten sog. Keimblätter, in der flachen, zuerst ovalen, später biscuitförmig werdenden Verdickung der Keimblase. Die äusserste oder oberste, das sensorielle oder Sinnesblatt, ist die Anlage des Hautepithels mit seinen Anhängen, den Hautdrüsen, und des Centralnervensystems (Hirn und Rückenmark) mit seinen Fortsätzen, den höheren Sinnesorganen. Letzteres entsteht aus dem mittleren (Achsen-) Theil des Blattes, welcher für sich Medullarplatte heisst, ersteres aus dem peripherischen Theil, dem Hornblatt. — Das innerste (unterste) Keimblatt ist das Darmdrüsenblatt, die Anlage des Darmepithels mit seinen Fortsetzungen, dem Epithel und den Drüsenzellen der in das Darmrohr mündenden Drüsen. — Zwischen beiden liegt das mittlere Keimblatt, das motorisch-germinative Blatt, aus welchem sämmtliche übrigen, aus Bindesubstanzen, Muskeln, Gefässen und Nerven bestehenden Körpertheile sich bilden, die Hauptmasse des Organismus. Dieses Blatt spaltet sich schon sehr früh in zwei Platten; die äussere bildet die Rumpfwand, die innere (Darmfaserplatte) die Darmwand mit Ausnahme des Epithels; das Lumen der Spalte bildet die schon erwähnte Pleuroperitonealhöhle. Dadurch dass die Spaltung in der Medianlinie ausbleibt, erhält sich hier eine Verwachsung zwischen Rumpf- und Darmwand, die Anlage des Mesenteriums und einiger Organe. (Vgl. unten Fig. II., III., IV.)

Entwicklungsvorgänge im Fruchthofe.

In jeder der drei Schichten erfolgen neben dem bereits besprochenen Abschnürungsprocesse gewisse Entwicklungsvorgänge, durch welche sie sich zu ihrem späteren Zustande umgestalten. Die hauptsächlichsten derselben sind: 1. im äusseren Keimblatte die Abschnürung der Medullarplatte von dem Hornblatte und Umwandlung der ersteren in eine Röhre; — 2. im mittleren die mit der Wirbelanlage beginnende Skelettentwickelung, ferner die bereits erwähnte Spaltung, und die Bildung des Gefässsystems; — 3. im dritten das Hineinwachsen von Fortsätzen des Epithels in die Darmwand, wodurch diese zu hohlen in die Rumpfhöhle hineinragenden Fortsätzen, — Drüsenanlagen, — ausgestülpt wird.

1. Am frühesten erfolgt der erstgenannte Vorgang. Die zuerst frei liegende Medullarplatte erhält in der Medianlinie eine Längsfurche, und die dadurch gebildeten beiden symmetrischen Seitenhälften wölben sich gegeneinander zusammen, indem sie die seitlich angehefteten Hornplatten über sich hinüberziehen. Die Ursache dieses Vorganges ist das Hervorwachsen von Fortsätzen des mittleren Blattes, welche sich zwischen die sich gegeneinander wölbenden Medullarplatten und das Hornblatt einzudrängen streben. Endlich sind die Medullarplatten zum Medullarrohr geschlossen und die an der Schlussfuge noch angehefteten Hornblätter werden zuletzt durch die Vereinigung der beiderseitigen Fortsätze des mittleren Blattes hier von dem Medullarrohr völlig abgetrennt, so dass dies jetzt vollkommen von einer Fortsetzung des mittleren Blattes umwachsen ist. Diese Umwachsung bildet den Spinalkanal des Rückgrats, und zwar am Rücken die späteren Spinalbogen sammt Muskeln, Bändern, und Rückenhaut, welche letztere von dem Hornblatt (Epidermis) überkleidet wird, — am Vorderende (Kopfe) aber die Schädelkapsel. Das Medullarrohr wird zum Rückenmark und Hirn, sein Lumen zum Centralcanal des Rückenmarks mit seiner Hirnfortsetzung, den Hirnventrikeln. (Vgl. u. Fig. II., III., IV.).

2. Die gleichzeitig beginnenden Entwicklungsvorgänge im mittleren Keimblatte betreffen zunächst die Anlage des Wirbelsystems. Das Centrum derselben ist ein in der Medianlinie verlaufender, sehr früh sichtbarer Streifen, die Chorda dorsalis. Zu beiden Seiten derselben zeigen sich zwei längsverlaufende Platten, die Urwirbelplatten, welche sich durch Querlinien in eine Anzahl von Urwirbeln theilen. Der Rest des mittleren Keimblatts, soweit er dem Fruchthof angehört, bildet die Seitenplat-

ten. Die Bestimmung der Urwirbel ist folgende: Sie senden nach der Rückenseite die „Spinalfortsätze“ empor, deren Einfluss auf die Rohrbildung des Cerebrospinalorgans und schliessliche Vereinigung zwischen diesem und dem abgetrennten Hornblatt bereits erwähnt ist. Nach innen dagegen umwachsen sie die Chorda (s. u. Fig. II. u. fgde). Ihre Substanz wandelt sich in mannigfache Gebilde um, nämlich in die Wirbelsäule mit ihren Fortsetzungen, den Rippen, ferner die zugehörigen Muskeln, die Spinalnerven und die Rückenhaut. Die Wirbelkörper entstehen aus dem die Chorda umwachsenden Theil, jedoch so, dass in dem mittleren Querschnitt jedes Urwirbels ein Intervertebralknorpel, und aus je zwei an einander grenzenden Hälften zweier Urwirbel ein bleibender Wirbelkörper entsteht.

In den Seitenplatten geschieht ferner die bereits oben erwähnte Spaltung der Embryonalwand in die beiden Platten, die innere, Darmfaserplatte, und die äussere, Hautplatte oder Visceralplatte. Die Spalte bildet die Pleuroperitonealhöhle, die inneren, ungespaltenen, allmählich in der Medianlinie auf der Bauchseite der Wirbelsäule zusammenrückenden Ränder der Seitenplatten bilden die Mittelplatten, die Anlage des Mesenterium, zugleich aber der foetalen Harn- und der Geschlechtsorgane.

Erstere, die „Urnieren“ oder „WOLFF'schen Körper“, sind zwei längs der Aorten verlaufende Röhren, welche in die „Cloake“ (Hinterdarm mit Allantoisanfang, s. unten) münden. In ihrem oberen Theil sind sie einseitig mit kurzen Blinddärmchen federartig besetzt, welche Glomeruli enthalten. Die Geschlechtsorgane bestehen aus den keimbereitenden Organen (Anlage der Hoden oder Eierstöcke) und einem längs der Urnierengänge verlaufenden Kanal, dem „MÜLLER'schen Gange“, welcher oben kolbig angeschwollen und blind geschlossen ist, unten mit dem Urnierengange zusammen mündet.

Der dritte Vorgang in dem mittleren Keimblatte ist die Entstehung des Gefässsystems. Die erste Entwicklung desselben erfolgt in dem gespaltenen Theil des mittleren Keimblatts in der Darmfaserplatte, und setzt sich nach aussen in den noch ungespaltenen peripherischen Theil des mittleren Keimblatts fort. Der noch nicht sicher festgestellte Modus der Gefäss- und Blutbildung ist höchst wahrscheinlich der, dass sich netzförmig anastomosirende Zellbalken sondern, deren peripherische Zellenschicht zur Gefässwand, deren centrale Zellen zu den, zuerst farblosen und kernhaltigen, Blutkörperchen werden. Die Grenze der Gefässbildung überschreitet sehr bedeutend (s. oben) die Abschnürungsfalte; die Gefässbildung nimmt einen beträchtlichen, kreisförmig begrenz-

ten Theil der Keimblase ein, welcher Area vasculosa genannt wird. Das erste Gefäss, welches kurz vor der allgemeinen Gefässbildung angelegt wird, liegt in der Darmfaserplatte, und zwar in dem vordersten, bereits durch die Abschnürung zum Rohre geschlossenen Theil derselben, — es ist das Herz.

Zur Veranschaulichung der Lage des Herzens diene Folgendes: Die Abschnürungsfalte schreitet am Kopfe und am Schwanze schneller vor, als längs der Seiten. Auf einer gewissen Stufe der Entwicklung gleicht daher die sich abschnürende Embryonalwand einem hinten etwas niedergetretenen Schuh (s. unten Fig. I.), dessen freie Ränder sich in den Rest der Keimblase umschlagen. Die Oeffnung des Schuhes ist der noch sehr weite Nabel, der Hohlraum wird zum Darmlumen, längs der Medianlinie der Sohle (Rücken des Embryo) verläuft das Cerebrospinalrohr. Die Wände des Schuhes sind durchweg doppelt, bis auf einen in der Medianlinie verlaufenden Streifen (Mesenterium); oben an der Schuhspitze und dem obersten Theil des Vorderblatts ist ebenfalls die Wand einfach, Körper- und Darmwand gemeinsam; der ungespaltene obere Theil des Vorderblatts heisst Schlundplatte. Von der Keimblase aus kann man durch den Nabel in den vorderen, bereits zum Rohre abgeschlossenen Theil des Embryonallumens hineingreifen, — dieser Theil, der zum Vorderdarm wird, heisst „Fovea cardiaca", — ebenso in den hinteren, noch nicht so tiefen, die „Foveola posterior". Die der Keimblase zugekehrte Wand der Fovea cardiaca (das Vorderblatt des Schuhes) ist unterhalb der Schlundplatte ebensowohl doppelt, wie die Sohlenwand. Von den beiden Blättern derselben bildet das innere die vordere Wand des Vorderdarms, das äussere aber den über dem Nabel befindlichen Theil der vorderen Wand des Embryo. Die Höhle zwischen beiden ist der vor dem Darm befindliche Theil der Pleuroperitonealhöhle. (S. unten Fig. I., V., VIII.).

Das Herz entsteht in der vorderen Medianlinie oberhalb des Nabels als eine cylindrische Verdickung der vorderen Wand des Vorderdarms (s. u. Fig. V., VI.), welche bald hohl wird und mit den übrigen Gefässen im Zusammenhange erscheint. Die Verdickung wächst nicht nach rückwärts (in die Darmhöhle), sondern nach vorwärts, in die Wandhöhle hinein. Die mit dem Herzen verbundenen Gefässe sind nach zwei Richtungen hin zu verfolgen. Die arteriellen beginnen mit zwei aus dem vorderen Herzende entspringenden Aortenbogen, welche längs der Schlundplatten innen nach hinten umbiegen und nun längs der Chorda zuerst getrennt, in späteren Stadien vereinigt als Aorta herablaufen, und sich in die Endäste, die Iliacae communes vertheilen. Meist sind statt Eines Aortenbogens auf jeder Seite mehrere (drei) vorhanden, die sich aber jederseits wieder zur Aorta oder Aortenwurzel vereinigen. Seitlich entspringt von den Aorten eine Reihe von vertical abtretenden Arterien, welche auf der Darmfaserplatte nach den Seiten verlaufen, endlich die Abschnürungsfalte überschreiten und

auf die Area vasculosa übergehen, um sich hier zu verzweigen; diese Arterien heissen Arteriae omphalo-mesentericae. Aus dem hinteren Herzende entspringen mit einem kurzen gemeinsamen Stamm zwei Venenstämme, welche die nahe Abschnürungsfalte überschreitend sich ebenfalls auf der Area vasculosa verzweigen, — die Vv. omphalo-mesentericae. Beide Verzweigungen communiciren durch ein kreisförmig die Area vasculosa begrenzendes Gefäss, den Sinus terminalis (s. unten Fig. I.). Diese Gefässausbreitung dient höchst wahrscheinlich zur ersten Athmung sowie zur Ernährung des Embryo mittels der in der Keimblase befindlichen Stoffe; sie schwindet um so früher, je weniger bedeutend der Inhalt der Keimblase für die Ernährung ist, und wird später durch die ähnlichen Zwecken dienende Allantois ersetzt. Das Herz beginnt sofort mit seinem Entstehen rhythmisch zu pulsiren, so dass in den neuentstandenen Gefässen die Blutkörperchen sofort eine freilich unregelmässige Wanderung antreten.

3. Von dem inneren Keimblatt, dessen Entwicklungsvorgänge am spätesten beginnen, werden durch Ausstülpung von Fortsätzen, welche in die Darmfaserplatte des mittleren Keimblatts hineinwachsen, sowohl die kleinen Drüschen des Digestionscanals*) als auch die Leber, das Pancreas, und ausserdem Lungen und (bleibende) Nieren gebildet. Man sieht leicht wie die Ausstülpung des inneren Keimblatts das Epithel, resp. die Drüsenzellen eines Drüsencanals bilden muss, die eingestülpte Darmfaserplatte aber die bindegewebige, gefäss-, nerven- und muskelhaltige Umhüllung (Drüsengrundlage). Geht die Ausstülpung so weit, dass auch die Darmfaserplatte selbst vorgestülpt wird, wie bei allen grösseren Drüsen, so muss die ausgestülpte Darmwand offenbar in die Pleuroperitonealhöhle hineinwuchern, in welcher in der That alle in den Darm mündenden Drüsen (vom Peritoneum überzogen) liegen.

Die Leber entsteht durch Ausstülpung zweier hohler Fortsätze („primitive Lebergänge") von der vorderen Darmwand, dicht am Nabel (oberhalb desselben, unterhalb des Herzens); beide verzweigen sich zu soliden cylindrischen Aesten und die feinsten Zweigchen bilden das vielfach verschlungene Netzwerk der „Leberbälkchen" (Beale), deren innige Verflechtung mit den Gefässen das Parenchym der Leberinseln darstellt; die hohlen Canäle sind die Gallencanäle; eine Ausstülpung des einen primitiven Ganges bildet die Gallenblase. Die Leber umwächst den Stamm der V. omphalo-mesenterica (s. oben), welche mit ihren Gefässen Verbin-

*) Die Magendrüsen sollen jedoch nicht durch Ausstülpung entstehen, sondern dadurch dass auf einer gewissen Stufe der Entwicklung jede Cylinderepithelzelle zu einem Zellenhaufen wuchert, der dann hohl wird (Remak).

dungen eingeht; eine in sie mündende Darmvene, welche bestehen bleibt, bildet mit jenen Verbindungen später die Pfortader. — Der Leber gegenüber, von der hinteren Darmwand aus, entsteht durch Verzweigung und spätere Aushöhlung einer zuerst soliden Ausstülpung das Pancreas. — Eine fernere Ausbuchtung der tvorderen Darmwand, aber oberhalb des Herzens, welche in die Pleuroperitonealhöhle paarig hineinwuchert, bildet die Lungen mit ihrem Bronchialsystem; der Eingang zur Lunge liegt also im Vorderdarm (später Pharynx). — Ebenso entstehen durch Ausstülpung von Hinterdarm aus (Foveola posterior, s. p. 387) die bleibenden Nieren (über die „Urnieren" s. p. 386), bei denen die vom Darmdrüsenblatt aus gebildeten Harncanälchen um die gleichzeitig in der Darmfaserplatte entstandenen Glomeruli mit ihren Enden (Kapseln) herumwuchern, so dass jene in diese hineingestülpt erscheinen (vgl. p. 103). — Endlich sind noch die sog. „Abschnürungsdrüsen" zu erwähnen, die Schilddrüse und Thymusdrüse; erstere entsteht als blasige Ausstülpung der vorderen Wand des Vorderdarms, welche sich abschnürt, dann durch weitere Ein- und Abschnürung in zwei symmetrische Höhlen theilt, die nun ihrerseits neue sich abschnürende Höhlchen bilden; die Thymusdrüse auf analoge Weise (Näheres unten). — Milz, Lymphdrüsen, Follikel und Nebennieren entstehen aus dem mittleren Keimblatt, die erstere aus den Mittelplatten.

Peripherische Entwicklungsvorgänge.

Neben diesen Entwicklungen im Fruchthof verlaufen gewisse andere im peripherischen Theile der Keimblase, deren Bedeutung darin zu liegen scheint, dass sie dem Embryo eine allseitige Entwicklung gestatten, indem sie ihn in eine Flüssigkeit einbetten (Amnion), und dass sie sein Blut in Diffusionsverkehr mit dem mütterlichen bringen, wodurch Athmung und Ernährung möglich wird (Allantois).

1. Entstehung des Amnion. Schon oben ist erwähnt, dass sich die Spaltung des Fruchthofes in Keimblätter über die Abschnürungsfalte hinaus auf den peripherischen Theil der Keimblase fortsetzt, und ebenso die Spaltung des mittleren Keimblatts in Haut- und Darmfaserplatte. Letztere aber erstreckt sich nicht über die ganze Keimblase, sondern nur etwa so weit, wie die Area vasculosa (p. 388). Hier hört das oberflächliche Blatt auf, so dass man von aussen an dieser Stelle, nachdem man das Hornblatt durchbrochen, zwischen beide Blätter des mittleren Keimblatts und schliesslich in die Pleuroperitonealhöhle gelangen kann. Jene Fortsetzung der Hautplatte nun erhebt sich an ihrer Peripherie allmählich aus der Keimblase, und wölbt sich, das obere Keimblatt vor sich hertreibend, über den Embryo von allen Seiten zusammen, bis sie endlich sich über ihm zu einem Sacke schliesst, ein Stück des oberen Keimblatts abschnürend, welches nun die Innenfläche des Sackes,

des Amnion, auskleidet (s. unten Fig. IV. VII. VIII.). Das Amnion ist mit einer serösen Flüssigkeit erfüllt, von welcher der Embryo demnach allseitig umgeben ist; sie enthält ausser den gewöhnlichen Transsudatbestandtheilen Hautsecrete und ferner stickstoffhaltige Oxydationsproducte, vermuthlich durch Diffusion von der Allantois.

2. Entstehung der Allantois. In der Gegend der Abschnürungsfalte entstehen am Schwanzende des Embryo zwei solide Zellenhaufen, welche aus dem äusseren Blatt des mittleren Keimblatts (Hautplatte, p. 386) hervorwachsen und sich bald vereinigen. In diesen Auswuchs, welcher der Darmfaserplatte hart anliegt, wächst eine Ausstülpung des Hinterdarms (der Foveola posterior, p. 387) hinein, so dass er zu einer Blase ausgehöhlt wird; die Blase, die Allantois, wächst zwischen Haut- und Darmfaserplatte (durch den „Hautnabel", s. unten) aus dem Embryo heraus und gelangt so zwischen Amnion und Keimblase; immer weiter wuchernd (s. unten Fig. VIII.) umwächst sie das Amnion und gelangt an die Innenwand des Chorion, dem sie sich in mehr oder weniger grosser Ausdehnung anschmiegt. Die Communication zwischen Hinterdarm und Allantois bildet die Cloake, in sie münden die Urnieren und die MÜLLER'schen Gänge (p. 386); der sich verschmälernde Theil der Allantois, welcher durch den Hautnabel hindurchgeht, heisst Urachus. Die Allantois ist stark gefässhaltig. Ihre Arterien, die Artt. umbilicales, stammen aus den Iliacae communes; sie führen zu einem stark entwickelten Capillarsystem, dessen Schlingen in die Chorionzotten (p. 383) hineinwuchern; die Venen vereinigen sich zu der unpaarigen V. umbilicalis, welche wieder in den Embryo eintretend, in die V. omphalo-mesenterica mündet, und somit (wie die Pfortader, p. 389) mit den Lebergefässen communicirt; einen Ast sendet sie direct zur Vena cava inf. (Ductus venosus Arrantii). Die stark entwickelten, die Gefässe der Allantois tragenden Chorionzotten wachsen innig in die Uterinschleimhaut hinein, in welcher sich an der entsprechenden Stelle ganz ähnliche colossale Capillarschlingen entwickeln. Beide zusammen bilden die Placenta, in welcher ein Diffusionsverkehr zwischen foetalem und mütterlichem Blute behufs der Athmung und Ernährung stattfindet; das Blut der Nabelvene muss daher heller sein, als das der Nabelarterien, ganz wie später sich die Lungenarterie und Lungenvenen verhalten. Die Nabelblase mit der Area vasculosa verliert jetzt ihre Bedeutung und schrumpft sammt ihren Gefässen und dem Ductus vitello-intestinalis zum dünnen Strange zusammen. — Die

Flüssigkeit, welche die Allantois enthält, ist ein Transsudat, welchem das Secret der Urnieren, somit stickstoffhaltige Oxydationsproducte beigemischt sind.

Abschluss der embryonalen Entwicklung.*)

Denkt man sich die Abschnürung des Embryo von der Keimblase vollendet, so besteht der Nabel aus zwei concentrischen Röhren; die innere, der Darmnabel (Ductus omphalomesentericus), verbindet die Darmwand mit der Keimblase; die äussere, kürzere, der Hautnabel, verbindet die Bauchwand des Embryo mit dem Amnion (p. 389). Zwischen beiden bleibt ein ringförmiger Raum, durch welchen man in die Pleuroperitonealhöhle gelangt, und durch welchen der Urachus herauskommt (p. 390).

Durch den blossen Abschnürungsprocess wird ein allseitig geschlossenes Darmrohr gebildet, welches mit dem Leibesrohr in der hinteren Medianlinie (Mesenterium) und am ganzen oberen Ende (Schlundplatte) verwachsen ist (s. p. 387). Folgendermassen entsteht nun eine vordere und eine hintere Darmöffnung: In der Schlundplatte entsteht vorn in der Mitte, dicht unter dem Vorderhirn eine Einstülpung, in welche sich das Hornblatt fortsetzt; diese wird immer tiefer und bricht endlich mit einem Spalt in das obere Ende des Vorderdarms (Pharynx) durch; sie ist die Anlage der Mund- und Nasenhöhle. Ferner bilden sich an den Seitentheilen der Schlundplatte je drei von vorn nach hinten gehende rinnenförmige Ausbuchtungen des inneren Blatts, welche schliesslich die Schlundplatte durchbrechen, und so jederseits drei Schlundspalten und später noch eine vierte bilden, indem das innere Blatt sich wie die Schleimhaut an den Lippen nach aussen umsäumt; zwischen je zwei Schlundspalten bleibt ein Schlundbogen (auch Visceralbogen, Kiemenbogen), und zwar liegen diese so, dass an ihrer Innenseite je ein Aortenbogen von vorn nach hinten läuft (p. 387). Längs der Schlundbogen wachsen Verdickungen von hinten nach vorn und vereinigen sich endlich. Der Raum zwischen Schädel und erstem Schlundbogen wird durch die Mund- und Nasenhöhle eingenommen, das erste Visceralbogenpaar wird zum Unterkiefer nebst den angrenzenden Schädeltheilen; dadurch dass es ferner in den Raum der Mund- und Nasenhöhle zwei einander entge-

---

*) Die Entwicklungsvorgänge sind hier nicht in chronologischer Reihefolge aufgeführt, hauptsächlich der leichteren Uebersicht wegen. Auch ist eine genaue Chronologie für das menschliche Ei in den ersten Stadien noch unbekannt.

genwachsende Aeste sendet, welche sich zum Oberkiefer und Gaumen entwickeln, wird eine Trennung der Mund- und Nasenhöhle bewerkstelligt (geschieht das Zusammenwachsen dieser Fortsätze nicht vollkommen, so entsteht Haasenscharte, Wolfsrachen etc.). Die übrigen Schlundspalten verwachsen wieder, die Schlundbogen liefern das Zungenbein, einen Theil der Kehlkopfknorpel, die Halshaut, etc. in einer hier nicht näher zu erörternden Weise. Die Zunge entsteht als Auswuchs an der Innenseite des Unterkiefers. Die hintere Darmöffnung kommt dadurch zu Stande, dass die Cloake (p. 390), das gemeinsame Darm- und Allantoisende, in eine von aussen gebildete Grube durchbricht. Diese gemeinsame Oeffnung wird später durch eine Brücke, das Perinaeum (gebildet durch Hervorwachsen der Scheidewand zwischen Darm und Allantois) in eine besondere für den Darm (After) und eine für die Allantois getheilt. Ueber die weitere Bestimmung der letzteren s. unten.

Von den Schlundspalten verwächst die erste bis auf eine Oeffnung, die Anlage des äusseren Gehörganges. Die zweite, dritte und vierte verwachsen vollständig; indem die Aortenbogen sich von der Innenseite der Schlundbogen zurückziehen und dadurch das Darmdrüsenblatt nach innen mitnehmen, vertiefen sie die dritte und vierte Spalte; durch den aussen erfolgenden Schluss und durch die innen erfolgende Abschnürung vom Darmrohr bildet nun das Drüsenblatt jederseits zwei geschlossene Säckchen, welche sich durch weitere Ausbuchtung und spätere Vereinigung zur Thymusdrüse entwickeln.

Von den übrigen Entwicklungsvorgängen sind hier noch folgende zu erwähnen:

1. Das Medullarrohr (p. 385), dessen Lumen sich durch Wandverdickung immer mehr verengt, zeigt schon sehr früh an dem blasigen Hirnende zwei Querfurchen, wodurch drei Hirnblasen entstehen. Jede Blase treibt beiderseits einen blasigen, später gestielten Auswuchs, welche die Anlagen der drei höheren Sinnesorgane mit ihren Nerven darstellen (vorn Olfactorius; zweite Blase Opticus, dritte Acusticus); die Bläschen sind die Anlagen der peripherischen Nervenausbreitungen. — In die Augenblase, welche unmittelbar unter der Haut liegt, stülpt sich von vorn eine blasenförmige Ausbuchtung der Haut hinein, welche sich schliesslich abschnürt und die Linse mit ihrer Kapsel bildet. Die so in sich selbst eingestülpte Augenblase fällt vollkommen zur blossen Halbkugel zusammen, dadurch dass sich die vordere Hälfte (Retina) dicht an die hintere (Chorioidea) anlegt. Zwischen Linse und Retina entsteht dann der Glaskörper, und ringsum, durch Umlagerung vom mittleren Keimblatt aus, die Sclerotica, welche mit der bedecken-

den Hautpartie (Cornea) verwächst. — Die drei Hirnblasen stellen dar (der Reihe nach von vorn) den dritten Ventrikel, die Vierhügelhöhle (Aquaeductus Sylvii), und den vierten Ventrikel. Die erste sendet jederseits eine neue Blase aus, deren Höhle den Seitenventrikel (1. und 2.; die Communication mit der Urblase ist das For. Monroi), deren Wand die Grosshirnhemisphäre darstellt; diese Seitenblasen überwuchern beim Menschen alle übrigen. Analog sendet die dritte Blase die beiden Kleinhirnblasen aus. Zwischen der ersten und zweiten Blase entsteht ferner schon frühzeitig eine ziemlich scharfe Knickung, so dass jene sich auf die Vorderseite des Embryo herumbiegt. Die Ganglien (Thal. opt. etc.) entstehen als Verdickungen der Blasenwände.

2. Der Darmcanal bildet zuerst eine einfache, nur in der Mitte, wo das Mesenterium am längsten ist, schwach geknickte Röhre (s. u. Fig. VIII.). In ihr bildet sich in der Lebergegend eine bauchige Erweiterung, die Anlage des Magens, welcher später durch Drehung seine bleibende Lage einnimmt und dadurch einen Fundus und die beiden Curvaturen erhält. Durch Verlängerung des Darmrohrs und gleichzeitige Verlängerung des Mesenteriums bilden sich dann die Dünndarmschlingen und die Dickdarmkrümmungen. Das im Embryo liegende Stück des Ductus omph.-mesent. reisst am Nabel ab und bildet einen rudimentären Anhang des unteren Ileumtheiles.

3. Das Herz, anfangs ein grader medianer Schlauch (p. 387), ändert schon sehr frühzeitig seine Form so, dass das venöse (hintere, untere) Ende sich zum arteriellen aufbiegt, so dass das Ganze (mit den Venenanfängen) eine Sförmige Gestalt annimmt (s. unten Fig. I.). Die Ursache hiervon liegt darin, dass eine Zeit lang die Aortenbogen nach hinten an Zahl zunehmen, während die vorderen schwinden; hierdurch wird das vordere Herzende nach hinten geschoben, während das Venenende seinen Platz behält. Es lassen sich jetzt drei Abtheilungen am Herzen erkennen, die hintereinander sich contrahiren, Venensinus (aus welchem später die beiden Auriculae sich ausstülpen), Kammer und Bulbus aortae. Jetzt bildet sich eine längsverlaufende Scheidewand, zuerst in der Kammer später im Venensinus (unvollkommen), wodurch zwei getrennte Kammern und zwei durch das For. ovale communicirende Vorhöfe entstehen. — Von den drei zuletzt übrigen (s. oben) Aortenwurzelpaaren liefert das erste die Carotiden und Subclaviae (rechts bleibt der gemeinsame Stamm); das zweite bildet links den bleibenden Aortenbogen, der zur ursprünglichen Aorta descendens führt und

aus dem die Gefässe des ersten Paares entspringen; sein rechter Ast schwindet. Das dritte Paar giebt die Artt. pulmonales ab; der rechte Bogen schwindet bis auf seine Pulmonalis, der linke bleibt mit der Aorta descendens verbunden, das Verbindungsstück ist der Ductus Botalli. Zuletzt theilt sich der Arterienbulbus so, dass der die Lungenarterien abgebende Abschnitt mit der rechten Kammer und der Rest (mit dem Aortenbogen) mit der linken verbunden ist. Noch aber kann alles Blut auch aus dem rechten Herzen in die Aorta gelangen, auch ohne vorher durch die Lungen zu fliessen, nämlich theils durch das For. ovale, theils durch den Ductus Botalli. Erst wenn die Lungenathmung begonnen hat, nach der Geburt, schliessen sich diese beiden Communicationen, so dass nunmehr das ganze Blut des rechten Herzens in die Lungen geführt wird.

4. Die Harn- und Geschlechtsorgane wandeln sich so um, dass die Urnierengänge, resp. die MÜLLER'schen Fäden zu Ausführungsgängen der Geschlechtsorgane werden, die Nieren aber in ihre bleibende Function eintreten. Bei allen Embryonen, gleichgültig welches Geschlecht sich ausbildet, tritt zunächst ein Theil der Blinddärmchen der Urniere mit der Keimdrüse (p. 386) in Verbindung. Wird diese zum Hoden, so entsteht eine directe Communication der Urnierenzweige mit den im Hoden auftretenden Saamencanälchen; die Urnierencanälchen verlängern sich stark, schlängeln sich knäuelförmig und werden zum Nebenhoden, der Urnierengang zum Vas efferens mit einer Erweiterung, den Saamenblasen, und die nicht mit dem Hoden verwachsenen Blinddärme sind die Vasa aberrantia Halleri; — der MÜLLER'sche Faden aber verkümmert bis auf einige, unten zu erwähnenden Reste. — Wird die Keimdrüse zum Eierstock (vgl. p. 375), so führt die Verwachsung mit den auch hier geschlängelten Urnierenblinddärmen nicht zu einer Canalcommunication, sondern das dem Nebenhoden entsprechende Organ (ROSENMÜLLER'sches Organ, Nebeneierstock) verkümmert bis auf die später im Mesovarium aufzufindenden Reste. Dagegen erhält der MÜLLER'sche Gang unweit seines oberen Endes, dem Ovarium nahe, eine wandständige Oeffnung, von Franzen umgeben; der MÜLLER'sche Gang selbst wird zur Tuba; die unteren Enden beider Gänge verwachsen und das gemeinsame Stück erweitert und verdickt sich zu Uterus und Vagina; zuweilen greift die Erweiterung auch auf die getrennten Gänge über (Uterus bicornis). Auch beim Manne bleibt eine Erweiterung

der MÜLLER'schen Gänge, ein Analogon des Uterus, als Vesicula prostatica bestehen (E. H. WEBER). Die oberen blasigen Enden der MÜLLER'schen Gänge persistiren meist, beim Weibe als ein Bläschen in der Nähe der Tuba, beim Manne als „Hydatis Morgagni." — Ist mit der Schliessung des Nabels der Urachus abgeschnürt, so bildet das im Embryo zurückbleibende Stück der Allantois die Harnblase (deren Scheitel mit dem Nabel durch den Urachusstrang in Verbindung bleibt). Der unterste Theil der Allantois, welcher zugleich die Oeffnungen der Harn- und Geschlechtsorgane enthält, heisst Sinus uro-genitalis. Zu beiden Seiten der Oeffnung des letzteren entstehen zwei Hautwülste, welche beim Weibe die grossen Schaamlippen bilden, beim Manne aber über der Oeffnung zum Scrotum zusammenwachsen und sich in einer persistirenden Nahtlinie (Raphe) schliessen. Vor der Oeffnung ferner entsteht ein länglicher Körper, welcher an der Unterseite eine Rinne trägt, die nach hinten in den Sinus urogenitalis ausläuft. Die Ränder dieser Rinne schliessen sich beim Manne, wodurch die canalförmige Harnröhre entsteht, die an der Spitze des länglichen Körpers, des Penis, mündet; den hinteren Theil der Harnröhre bildet der Sinus urogenitalis. Beim Weibe dagegen bleibt die Rinne offen, ihre Ränder wachsen zu den kleinen Schaamlippen aus, und der Körper selbst wird zur Clitoris. Der Sinus urogenitalis aber verkürzt sich so, dass er nur noch eine Grube zwischen den kleinen Schaamlippen bildet, in welche die Vagina und die Harnblase (als kurze Harnröhre) gesondert münden. — Beim männlichen Embryo erfolgt im 8. Monat das Herabsteigen der Hoden in das Scrotum, Descensus testiculorum, worüber die anatomischen Lehrbücher nachzulesen sind.

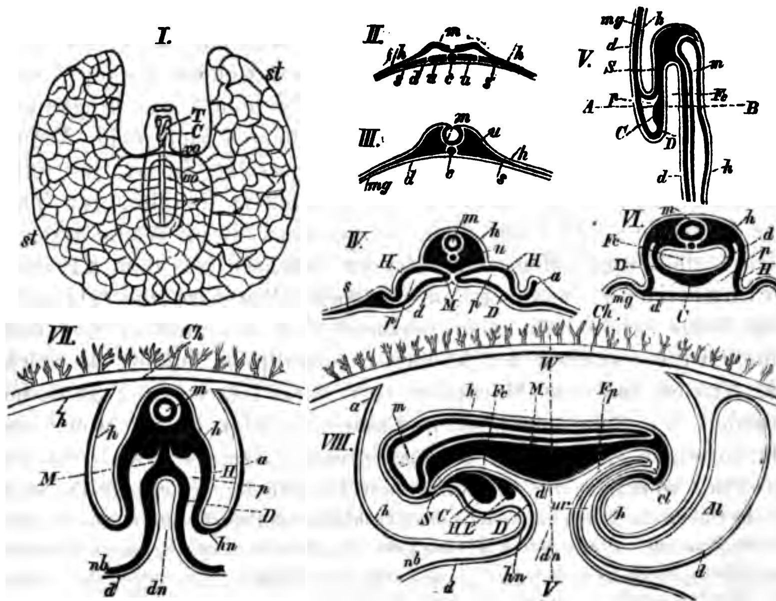
Ueber die Einflüsse, welche das Geschlecht des Embryo bestimmen, ist noch Nichts bekannt. Statistisch will man gefunden haben, dass das Alterverhältniss der Eltern einen gewissen Einfluss auf das Ueberwiegen des einen oder andern Geschlechts ausübe; jedoch wird auch dieser Einfluss verschieden angegeben.

5. Die Extremitäten entstehen als warzenartige erst spät in die Länge wachsende Fortsätze an den Seiten des Rumpfes.

Die Entwicklung der Gewebe, einer der wichtigsten Theile der Entwicklungsgeschichte, wird gewöhnlich als Gegenstand der Histologie betrachtet; auch hier wird daher auf die histologischen Lehrbücher verwiesen.

Die älteren Keimblättertheorien (PANDER, v. BAER, BISCHOFF) nehmen im Wesentlichen nur zwei Keimblätter an, ein äusseres „animales", entspr. den Haut-

platten mit dem Sinnesblatt, und ein inneres, „vegetatives", entspr. den Darmfaserplatten mit dem Darmdrüsenblatt; zwischen beiden soll dann aus einem besonderen „Gefässblatt" das Gefässsystem entstehen. Die Medullarplatte ist hier nur eine „Belegmasse" eines in dem animalen Blatt durch Zusammenwölbung entstehenden Rohres. — Eine andre Theorie (REICHERT) kennt bereits den Spaltungsvorgang im mittleren Keimblatt (hier „stratum intermedium"), unterscheidet sich aber von der REMAK'schen dadurch, dass sie kein sensorielles Blatt annimmt, sondern die ursprüngliche Keimblase als „Umhüllungshaut" persistiren und die eigentlichen Keimblätter sich erst nachträglich von innen her an sie anlagern lässt; zwischen Umhüllungshaut und Stratum intermedium entsteht als besonderes (auf den Fruchthof beschränktes) „oberes" Keimblatt die Medullarplatte, die sich zum Medullarrohr zusammenwölbt. Die Umhüllungshaut bildet in ihrem durch das Amnion abgeschnürten Theil (vgl. p. 389) am Embryo die Hornschicht der Haut, und an der Innenseite des Amnion dessen Epithel (Endamnion).



Zur Verdeutlichung einiger Hauptpuncte der Entwicklung mögen vorstehende schematische Zeichnungen dienen, bis auf I. sämmtlich Durchschnitte des Embryo. — I. ist eine Flächenansicht desselben von innen (von der Keimblasenhöhle) aus; sie zeigt den schuhförmigen Embryo (p. 387) mit den Gefässen der Area vasculosa. Durch das Vorderblatt des Schuhes hindurch sieht man das bereits Sförmig gekrümmte Herz, von dem oben zwei Aortenwurzeln, unten die beiden Vv. omphalomesentericae ausgehen; durch die Oeffnung des Schuhes (Nabel) sieht man die beiden noch getrennten Aorten mit den paarig abgehenden Aa. omphalomesentericae; in der Area vasculosa sind die Arterien schwach, die Venen stark gezeichnet. Die übrigen Figuren sind theils Querschnitte (II., III., IV.,

VI., VII.), theils mediane Längsschnitte des Embryo (V. und VIII.). Der Querschnitt VI. entspricht der Linie AB im Längsschnitt V.; der Querschnitt VII. ebenso der Linie VW in VIII. — Die Bezeichnungen sind überall dieselben:

h Hornblatt.
m Medullarplatte, Medullarrohr.
mg motorisch-germinatives Blatt
d Darmdrüsenblatt.
c Chorda dorsalis.
u Urwirbelplatten.
s Seitenplatten.
p Pleuroperitonealhöhle.
H Hautplatten.
D Darmfaserplatten.
M Mittelplatten (Mesenterium),
S Schlundplatte.
Ch Chorion frondosum.
nb Nabelblase.
C Herz.
T Aortenbogen.
dn Darmnabel (Duct. omph.-mesent.)
hn Hautnabel.
Fc Fovea cardiaca (Vorderdarm).
Fp Fovea posterior (Hinterdarm).
a Amnion (abgelöster und umgeschlagener peripherischer Theil der Hautplatte; in Fig. VI. links noch mit der Darmfaserplatte verbunden, rechts schon abgelöst und sich erhebend).
Al Allantois.
ur Urachus.
cl Cloake (noch ohne Afteröffnung).
vo V. omph.-mesent.
ao Art. omph.-mesent.
st Sinus terminalis.
L Leber.

Um die Zeichnungen möglichst übersichtlich zu machen, sind auf den Querschnitten IV. und VII. in den Mittelplatten die Durchschnitte der beiden Aorten, der beiden WOLFF'schen Körper, etc. nicht angedeutet.

Geburt.

Durch das sich entwickelnde Ei wird der Uterus immer stärker ausgedehnt, so dass zuletzt auch der Cervix völlig verstreicht. Zugleich nimmt seine Wanddicke durch Wachsthum und Neubildung von Muskelfasern, ausserdem auch durch mächtige Entwicklung der Blutgefässe, ausserordentlich stark zu. Endlich, etwa 280 Tage nach der Befruchtung, wird durch völlig unbekannte Ursachen die Entleerung des nunmehr reifen Eies eingeleitet. Sie geschieht durch rhythmische, schmerzhafte Contractionen der Uterusmuskeln, die W e h e n, unterstützt durch die Bauchpresse (p. 75).

Das Ei wird beim Menschen nicht unversehrt ausgestossen, sondern zuerst nach Zerreissung seiner Hüllen der Embryo, erst später der Rest des Eies. Jene Hüllen sind von aussen nach innen: 1. die Decidua reflexa (p. 381), 2. das Chorion, welches an der Stelle, wo die Allantois anliegt, (in normaler Lage n i c h t am Ausgang des Uterus) die Placenta bildet, am Muttermunde also zottenlos ist, 3. das Amnion (die Nabelblase liegt als unscheinbares Gebilde der Placenta an, vgl. p. 390). Diese Hüllen wölben sich in Folge des Drucks der ersten Wehen blasenförmig durch den Muttermund vor, reissen endlich an einer Stelle, und nachdem sofort ein grosser Theil des Liquor amnii (Fruchtwasser) abgeflossen, liegt

ein Theil des Foetus, gewöhnlich der Schädel, frei vor. Jetzt tritt mehr oder weniger schnell die Austreibung ein, verzögert durch die Widerstände, welche theils die Beckenenge, theils die Enge des Muttermundes, der Scheide und der Vulva bieten. Gleichzeitig löst sich auch die Placenta, nicht nur die foetale, sondern auch die mütterliche, also ein Theil der Uterusschleimhaut (p. 390), von der sich contrahirenden Uteruswand allmählich ab, ein Vorgang, der natürlich mit Blutung verbunden sein muss. Nach der Geburt des freien Foetus befindet sich die Placenta mit den an ihren Rand gehefteten Eihäuten, wenn auch schon abgelöst, doch fast stets noch im Uterus, und der Foetus hängt mit ihr durch den langen Nabelstrang zusammen. Dieser besteht aus folgenden Gebilden: 1. der Stiel der Allantois (Fortsetzung des Urachus), mit den Umbilicalgefässen, den noch pulsirenden beiden Arterien und der Vene, welche aus nicht sicher ermittelter Ursache fast stets spiralig gewunden sind; 2. der geschrumpfte Ductus omphalo-mesentericus mit der Nabelblase; 3. alles andre umgebend der vom Hautnabel ausgehende röhrenförmige Stiel des Amnion, welches dann die Innenseite der Placenta überkleidet und an ihrem Rande auf die des Chorion übergeht. Die Hauptmasse des Nabelstranges bilden die drei Umbilicalgefässe, eingebettet in ein weiches Bindegewebe (Schleimgewebe), die WHARTON'sche Sulze.

Sowie die Placenta sich abzulösen beginnt, hört die foetale Respiration durch das mütterliche Blut auf, und es tritt in Folge dessen ein Sauerstoffmangel im Blute ein, welcher die erste Inspiration durch die Lungen veranlasst (SCHWARTZ; vgl. p. 74). Die im Uterus befindliche Placenta ist jetzt für das Kind unwesentlich und der Nabelstrang, dessen Arterien zu pulsiren aufhören, kann, nach vorheriger Unterbindung im foetalen Stück, durchschnitten werden, wenn man nicht bis zur Austreibung der Placenta mit den Eihäuten („Nachgeburt“) warten will. Das Kind ist mit dem angehäuften Hauttalg (Vernix caseosa) überzogen. Nachdem die Nachgeburt erfolgt und durch fortschreitende Contractionen des Uterus („Nachwehen“) die Blutung gestillt ist, beginnt eine Regeneration der Uterusschleimhaut und Verkleinerung der Muskelschicht mit Neubildung von Faserzellen; erstere ist mit einem schleimigen, anfangs bluthaltigen Ausfluss (Lochien) verbunden. — Mit der Geburt beginnen die mütterlichen Milchdrüsen zu secerniren (p. 111), und erst beim Nachlass dieser Secretion, etwa nach 10 Monaten, tritt die seit der Befruchtung unterbrochene Menstruation wieder ein.

IV. EXTRAUTERINE VERÄNDERUNGEN.

Mit der Geburt sind bekanntlich weder die formellen noch die functionellen Entwicklungsvorgänge abgeschlossen. Namentlich der Beginn des extrauterinen Lebens und die folgende Zeit bis zur Pubertät sind durch wichtige Entwicklungsvorgänge ausgezeichnet. In diesen Zeitraum (Säuglings- und Kindesalter) fällt die Entwicklung der Knochen, der ersten und zweiten Zähne (über beide Gewebsbildungsprocesse s. d. hist. Lhrbb.), das energischste Wachsthum, vor allem aber die Entwicklung der Seelenthätigkeiten, welche von der ersten niederen, dem Reflexe nahestehenden Stufe durch die Mannigfaltigkeit der äusseren Eindrücke (Erfahrung, Lernen) immer weiter sich ausbilden.

Das Wachsthum ist die Zunahme in allen Dimensionen und im Gewichte des Körpers, bewirkt durch einen Ueberschuss der Einnahmen über die Ausgaben. Sämmtliche Gewebe und Körpertheile nehmen daran Theil, so dass im Allgemeinen die Proportionen des wachsenden Körpers erhalten bleiben; das Schema des Wachsthums ist hauptsächlich die Zunahme der Anzahl der gewebsbildenden Elemente, im Allgemeinen der Erfolg der Zelltheilung, — weit weniger die Vergrösserung der bereits bestehenden; jedoch kommt auch diese als Wachsthumsmodus vor. Das gewöhnliche Maass für das Wachsthum ist die Längenzunahme des Körpers, und diese wiederum hauptsächlich an das Wachsthum der Knochen geknüpft. Dieser mit dem Verknöcherungsprocess eng verbundene Vorgang dauert so lange als noch ossificirendes Material in der Längsaxe des Knochens vorhanden ist, bei Röhrenknochen also, so lange die Knochenkerne der beiden Epiphysen von dem Diaphysenknochen noch durch eine Knorpelschicht getrennt sind. Dies dauert etwa bis zum 22. Lebensjahre, wo die Röhrenknochen ein einziges Stück bilden, also das Längenwachsthum vollendet ist. — Das Wachsthum in anderen Dimensionen und die Gewichtszunahme dauert etwa bis zum 40. Jahre fort.

Eine Gewichtsabnahme kommt vor in den ersten Lebenstagen nach der Geburt; ferner nach dem 40.—50. Lebensjahre, woran sich etwa vom 50. Jahre ab eine Längenabnahme schliesst.

Man theilt gewöhnlich das menschliche Leben in folgende Zeitabschnitte („Lebensalter"): 1. Säuglingsalter, von der Geburt bis zur ersten Dentition (die 7—9 ersten Monate): stärkstes Wachsthum, Längenzunahme um $^2/_5$ (20cm), — 2. Kindesalter, bis zur zweiten Dentition (9. Monat — 7. Jahr): Wachsthum im 2. Jahre etwa 10, im 3. etwa 7, dann jedes Jahr etwa $5^1/_2$cm; — 3. Knabenalter bis zur Pubertät (7.—14. Jahr); — 4. Jünglingsalter, bis zur Vollen-

dung des Längenwachsthums (15.—22. Jahr); — 5. Alter der Reife (früheres Mannesalter), bis zur Involution beim Weibe und beginnenden Rückbildung beim Manne (22.—45. Jahr); — 6. Alter der langsamen Rückbildung (späteres Mannesalter und Greisenalter), vom 45. Jahre ab bis zum Ende.

Die Rückbildung im späteren Leben besteht in mannigfaltigen Abnutzungs-, Schrumpfungs- und Zerfallprocessen, bei denen das Krankhafte vom Normalen noch zu wenig gesondert ist, als dass die Erscheinungen hier aufgeführt werden könnten.

V. TOD.

Der Tod unterbricht die für das Leben characteristischen Vorgänge im Organismus (vgl. die Einleitung), in welchem jetzt eine Reihe von Processen beginnt, die man als „Fäulniss" zusammenfasst.

Das entscheidende Moment, welches das Ende des Lebens bezeichnet, wird sehr verschieden aufgefasst. Am natürlichsten sieht man die Leistungen des Organismus, Bewegung und Wärmebildung, namentlich die erstere wegen ihrer leichten Erkennbarkeit, als Characteristicum des Lebens an; unter den Bewegungen aber kann man begreiflicherweise nur eine automatische als Merkmal des Lebens benutzen, und unter diesen ist die regelmässigste, und zugleich auffallendste die Herzbewegung. Gewöhnlich wird daher der Stillstand des Herzens als Zeichen des Todes angesehen.

Wenn nun auch hiergegen eingewendet werden kann, dass das Aufhören Einer Leistung nicht als Zeichen für das Aufhören aller angesehen werden darf, so ist doch der Herzstillstand zugleich ein sicheres Zeichen des nahen Todes, denn die Leistung jedes Organs ist an die Zufuhr sauerstoffhaltigen Blutes gebunden, und diese bewirkt das Herz; der Herzstillstand ist daher eine der wichtigsten Todes-Ursachen.

Die Aufsuchung der Todesursachen ergiebt Folgendes: Da die Leistungen das Resultat der Oxydationsprocesse sind, so ergeben sich sofort drei Arten des allgemeinen Todes: Mangel an Oxydationsmaterial oder an den für die Lebensprocesse unentbehrlichen unorganischen Stoffen, also mangelhafte Ernährung; 2. Mangel der Zufuhr sauerstoffhaltigen Blutes; 3. Mangel der Bedingungen für die oxydirende Wirkung des Sauerstoffs. Je nachdem diese Umstände auf einen einzelnen oder auf alle Körpertheile einwirken, kann allgemeiner oder nur localer Tod

eintreten. Letzterer (Necrose, Gangrän) kann wiederum zum allgemeinen Tode führen, wenn er Organe betrifft, deren Zerstörung diesen herbeiführt. — Das Ineinandergreifen der Lebensprocesse macht eine strenge Sonderung jener drei Todesarten unmöglich; jeder der drei Umstände zieht meist die beiden anderen nach sich; es wird daher nur soweit auf die einzelnen Rücksicht zu nehmen sein, als sie primäre Todesursachen abgeben.

I. Mangelhafte Ernährung bildet eine sehr häufige, aber wohl stets nur mittelbar wirkende Todesursache (Aufhören der Leistungen in den Herz- oder Athemmuskeln). Ihrer Natur nach bewirkt sie einen allmählichen Tod; der Hungertod (p. 156), der Tod durch Wassermangel (z. B. bei der Cholera), der Tod durch „Altersschwäche“, zum Theil auch der locale Tod durch örtliche Kreislaufsstörungen, gehören hierher.

II. Die Zufuhr sauerstoffhaltigen Bluts kann mangelhaft werden oder aufhören: 1. durch Mangel an Blut, Verblutung durch Oeffnung grosser Gefässe oder des Herzens selbst. Ist die Blutung nicht tödtlich, erfolgt ein Wiederersatz durch Wasser (p. 142), so kann doch die Menge der rothen Blutkörperchen so gering sein, dass sie nicht den genügenden Sauerstoffverkehr unterhalten können. — 2. durch Aufhören der Blutbewegung; dies tritt ein: a. local durch Verschluss (Unterbindung, Thrombose, Embolie oder Durchschneidung) der zuführenden Arterien, oder Hemmung des Blutabflusses durch Hindernisse in den Venen; — die Folge ist localer Tod (s. oben) oder auch direct allgemeiner Tod, wenn nämlich die Kreislaufsstörung die Hauptgefässstämme betrifft; — b. allgemein durch positiven Druck im Thorax (p. 61) oder durch Nachlass und Stillstand der Herzbewegung; dieser kann wiederum eintreten: durch Zerstörung oder mangelhafte Ernährung (Atrophie) der Herzsubstanz, Unterbrechung des Kreislaufs in den Coronararterien, starke Reizung der Medulla oblongata oder der Vagi (schwerlich pathologisch vorkommend), Lähmung der Herzganglien durch specif. Einflüsse (Herzgifte), oder durch mangelhafte Sauerstoffzufuhr. — Auch wäre ein Aufhören des Kreislaufs durch völlige Unwirksamkeit der Herzbewegungen denkbar, z. B. bei Zerstörung oder Unwirksamkeit der Herzklappen. — 3. durch Hinderung der Sauerstoffaufnahme des Blutes; hierher gehören sämmtliche p. 80f. aufgeführten, Erstickung herbeiführenden Einflüsse, von denen einer, nämlich das Aufhören der activen Athembewe-

gungen (abgesehen von der natürlich unschädlichen Apnoe durch Sauerstoffüberschuss p. 74), hier in seinem Zustandekommen etwas näher betrachtet werden soll. Es können nämlich dazu führen: a. Lähmung des Athmungscentrums in der Medulla oblongata, durch Verletzung oder Zerstörung (z. B. durch Apoplexie), mangelhafte Blut- oder Sauerstoffzufuhr (aus schon genannten Ursachen), endlich Einwirkung lähmender Gifte (Opium, etc.); b. Störung in der Nervenleitung zu den Athemmuskeln, z. B. Durchschneidung oder Compression der Phrenici, Vergiftung durch Curare; c. Lähmung der Athemmuskeln, des Zwerchfells; d. Tetanus der Athemmuskeln, z. B. durch Strychninvergiftung, oder durch Reizung der Vagi; e. mechanische Hindernisse der Thoraxausdehnung, z. B. Druck.

III. Von den Bedingungen der Oxydationsprocesse ist noch äusserst wenig bekannt. Es ist schon früher erwähnt (p. 176), dass die mittlere Körpertemperatur ein Erforderniss zum Leben ist. Starke oder wenigstens anhaltende Erhöhungen und Erniedrigungen derselben (Erhitzung oder Abkühlung mit gleichzeitiger Aufhebung der Wärmeregulationsmittel) führen den Tod herbei. Möglicherweise giebt es auch Gifte, welche ähnlich den gährungshemmenden Mitteln, die Oxydationsprocesse unmöglich machen.

Auf welche Weise nun die auf den Organismus wirkenden Schädlichkeiten (Krankheiten, Verletzungen, abnorme äussere Verhältnisse) den Tod herbeiführen können, zu ermitteln, ist eine Aufgabe der pathologischen Wissenschaften. Als physiologischer („natürlicher") Tod wird gewöhnlich der Tod durch „Altersschwäche" bezeichnet, eine Todesart, deren nächste Ursache nicht bekannt ist, deren entferntere Ursachen aber in der im Alter abnehmenden Leistungsfähigkeit sämmtlicher Organe, theils durch Atrophie, theils durch Degeneration, zu suchen ist.

Der abgestorbene Körper fällt, nachdem die Erscheinung der Todtenstarre vorüber ist, der Fäulniss anheim, wofern diese nicht durch schnelles Eintrocknen oder fäulnisswidrige Mittel verhindert wird. Die Fäulniss, über welche noch wenig bekannt ist, besteht in einer langsamen Oxydation der organischen Bestandtheile durch den Sauerstoff der Luft, unter dem Einfluss eines Ferments, als welches wahrscheinlich stets Vibrionen zu betrachten sind (Pasteur). Ein Vorläufer der Fäulniss, welcher neben der Todtenstarre als ein annähernd sicheres Todeszeichen benutzt wird, sind die sog. „Todtenflecke" (Livores), entstanden durch Diffusion des Farbstoffs der Blutkörperchen, zunächst in das Serum, dann in die Flüssigkeiten der Gefässwände, Parenchyme und der Haut.

Berichtigungen und Zusätze.

Seite 26, Zeile 4 v. oben, ist das Wort „vorhergegangenes“, und Zeile 6 die Worte „oder Alkali“ zu streichen.

Seite 44, Zeile 20 v. oben, l. „kleinere“ statt „grössere“.

Seite 286, Zeile 27 v. oben; Das Stück von den Worten „c. Was die übrige ...“ bis Seite 288, Zeile 20 v. oben „.... in Betracht kommt.“ ist zu streichen. Es enthält eine Ableitung einer Horopterfläche für convergente Secundärstellungen, welche bereits an einem andern Orte (Centralblatt f. d. med. Wiss. 1863. No. 33. p. 519) vom Vf. selbst als irrig widerrufen ist. Statt dessen ist zu setzen: „c. Ausser den genannten beiden Horopterlinien, dem Kreise in der Visirebene und der zu ihm senkrechten medianen Geraden giebt es keinen andern Punct im Raume, dessen beide Bilder auf identische Netzhautpuncte fallen; jene beiden Linien bilden also allein den Horopter für convergente Secundärstellungen.“

Seite 290. Zu den Umständen, welche trotz der Beschränktheit des Horopters einen grossen Theil der gesehenen Gegenstände einfach erscheinen lassen, ist noch folgender als vierter hinzuzufügen (v. RECKLINGHAUSEN): Eine grade, mit beiden Augen betrachtete Linie, in welcher man einen Punct fixirt, wird nicht nur dann einfach gesehen, wenn jeder einzelne Punct derselben seine beiden Bilder auf identische Puncte wirft, sondern auch dann bereits, wenn je zwei verschiedene Puncte ihre Bilder auf identische Puncte werfen. Die Linie erscheint nämlich dann zwar in Doppelbildern, aber diese sind (wie nebenstehend AB und ab) in ihrer eigenen Richtung gegeneinander verschoben, so dass sie nur einfach erkannt werden. Da nun jede Linie von der ein Punct fixirt wird, ihr Bild in einen Netzhautmeridian wirft (d. h. in einen durch die Fovea centralis gehenden grössten Kreis), so muss eine binocular betrachtete Linie schon dann im oben erörterten Sinne einfach erscheinen, wenn ihre beiden Bilder in zwei „identische“ Meridiane fallen, d. h. in zwei Meridiane, die von den verticalen oder horizontalen Trennungskreisen um gleiche Winkel und nach derselben Richtung abweichen (vgl. p. 285 oben). Jede solche Linie ist aber die Durchschnittslinie der Ebenen beider identischen Meridiane (man nennt die Meridianebenen, welche natürlich sämmtlich durch den Knotenpunct gehen müssen, „Richtungsebenen“). Umgekehrt also erscheinen bei

A a B b

26*

einer bestimmten Augenstellung alle graden Linien einfach, welche mit den Durchschnittslinien identischer Richtungsebenen zusammenfallen. Diese Durchschnittslinien (welche sämmtlich durch den fixirten Punct gehen müssen) bilden bei jeder Augenstellung eine Fläche („Normalfläche"), und zwar bei convergenten Secundärstellungen eine auf der Visirebene im Fixationspuncte senkrechte Ebene (zusammenfallend also mit MEISSNER's vermeintlicher Horopterebene, p. 288); bei symmetrischen Tertiärstellungen einen schiefen Doppelkegel, dessen Spitze im fixirten Puncte liegt. — Aus ersterem ergiebt sich die wichtige Folgerung, dass in einer vor dem Auge befindlichen Ebene, vorausgesetzt dass sie, wie wohl meistens, in Secundärstellung betrachtet wird, jede grade Linie einfach erscheinen muss, sobald ein Punct derselben ins Auge gefasst wird. — Versuche haben aber ausserdem ergeben, dass alle in der Normalfläche liegenden Graden, und nur diese, senkrecht zur Medianebene erscheinen, auch bei Tertiärstellungen, wo ihre wirkliche Richtung eine andere ist. Betrachtet man nämlich einen Drahtstern, dessen Strahlen in einer Ebene liegen, mit Fixation seines Mittelpuncts, so erscheint er nur in Secundärstellungen eben, verkrümmt dagegen in Tertiärstellungen und zwar weichen die Strahlen scheinbar in entgegengesetzter Richtung als die Normalfläche von der Ebene ab; erst dann erscheint der Stern in der Tertiärstellung eben, wenn man ihm künstlich die der Normalfläche entsprechende Krümmung giebt. — Andre Versuche zeigen, dass jeder leuchtende Punct, für dessen Entfernungsschätzung die anderen Mittel (vgl. p. 295) fehlen, auf der Richtungslinie in die Normalfläche projicirt wird. Wie es scheint, ist also diese Fläche unsern Augen sehr geläufig und höchst wahrscheinlich spielt sie auch beim körperlichen Sehen eine grosse Rolle, indem die Lage jedes nicht in ihr liegenden Punctes nach ihr bemessen wird.

REGISTER.



Druck von H. S. Hermann in Berlin.

NAME	DATE DUE

